ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 74

6

ИЮНЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1989

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орел, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич.

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), *A. E. Vassilyev* (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. Н. Мартьянова* и *Н. В. Романенкова*

Сдано в набор 10.03.89. Подписано к печати 6.06.89. М-34137. Формат бумаги 70×100¹/₁₆.
Бумага книжно-журнальная № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.35.
Усл. кр.-отт. 12.94. Уч.-изд. л. 14.88. Тираж 2297. Тип. зак. 1369. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука». Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.524

Ю. А. Злобин

ТЕОРИЯ И ПРАКТИКА ОЦЕНКИ ВИТАЛИТЕТНОГО СОСТАВА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

YU. A. ZLOBIN. THEORY AND PRACTICE OF THE VITALITY PATTERN ESTIMATION IN PLANT COENOPOPULATIONS

Рассматривается неравноценность особей в ценотических популяциях по морфологии, темпам роста и динамике продукционного процесса. На этой основе предлагается двухэтапная процедура оценки жизнеспособности растений. На первом этапе выделяются ключевые количественные морфологические признаки, детерминирующие состояние особей, которое называется в этом конкретном случае их виталитетом. На втором этапе на основе соотношения в популяциях особей разного виталитета определяется виталитетный состав популяций.

В современных биологических исследованиях популяции понимают по-разному. В общеэкологическом плане популяцией называют совокупность особей одного вида, населяющих определенную территорию и не связанных между собой закономерными отношениями. Это локальные популяции (Уильямсон, 1975). В генетических исследованиях опираются на менделевские популяции, под которыми понимают группы свободно скрещивающихся особей, произрастающих на определенной территории и характеризующихся идентичным генофондом (Глотов, 1976). В фитоценологии популяции выделяют с других позиций. Ценотическая популяция — совокупность особей одного вида, находящихся в пределах контуров определенных фитоценозов (Работнов, 1950; Любарский, 1976), формирующихся под воздействием однородных фитоценотических условий и одинаково на них реагирующих. В рамках такого определения ценотические популяции не совпадают с локальными, отличаясь от них приуроченностью к конкретному фитоценозу, и не тождественны менделевским популяциям, поскольку не предусматривают обязательности панмиксии и генетической однородности.

Всем ценотическим популяциям растений присуща внутренняя гетерогенность. Она достаточно хорошо изучена в отношении возрастного состояния складывающих популяции особей. В настоящей работе рассматриваются теоретические основы и практические приемы выявления неэквивалентности одновозрастных особей по морфометрическим параметрам и демонстрируются возможности объективных оценок качества ценопопуляций, опирающихся на такую форму отличия особей друг от друга.

Неравноценность особей растений в ценотических популяциях

Структурными единицами ценопопуляций являются особи растений. Они во многих отношениях неравноценны. С опорой на разные формы этой неравноценности в популяционной биологии сформировалось несколько подходов к изучению популяций (Яблоков, 1987). Доминирующее положение в настоящее

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1989 г.

время занимают: а) генетический подход, направленный на раскрытие генетической структуры популяций; б) популяционно-онтогенетический, исследующий особенности больших и малых онтогенетических циклов растений и их обусловленность эколого-ценотическими условиями; в) морфологический, состоящий главным образом в выявлении размерной иерархии особей в популяциях.

В связи с несходством отдельных микроместообитаний в границах популяционных полей и по ряду других причин, связанных с механизмами распространения и прорастания семян, создаются предпосылки для изменений роста и развития особей данной популяции. Завершаются эти изменения четкими сдвигами в морфологии, отражающими различия в жизненном состоянии особей.

Несходство особей растений по жизнеспособности достаточно универсально. Еще В. Н. Любименко (1920 : 163) писал: «В природных условиях каждый вид представлен собранием индивидуумов неодинаковой жизнеспособности». Разнообразие жизненных состояний особей в популяциях первично по отношению ко всем другим формам их неравноценности. Оно возникает как результат взаимодействия организма со средой обитания и выражается в отклонениях от средней нормы роста, формообразования и продукционных способностей особей. Изменения жизненного состояния приводят к вторичным по своей природе модификациям онтогенетического цикла: из многих возможных его вариантов (истинная поливариантность) реализуется тот, который возможен в данных условиях. Это приводит к возрастной неравноценности особей в популяциях. Неравноценность жизненного и возрастного состояний особей в определенных условиях активизирует микроэволюционный процесс и завершается возникновением генетического полиморфизма.

Жизненное состояние — это очень общее биологическое понятие, включающее в себя и определенный уровень интенсивности обмена веществ, и способность полностью проходить жизненный цикл, и стойкость к стрессовым воздействиям, и ряд других свойств и качеств, отражающих все многообразие явлений жизни. Естественно, что прямые интегральные оценки жизненного состояния растений в ботанических исследованиях пока давать нельзя. Для современной геоботаники характерно использование косвенных оценок жизненного состояния особей и популяций, каждая из которых раскрывает одну из граней этого сложного биологического феномена. В качестве таких оценок используют: а) доминирование вида в сообществе; б) соотношение в популяции особей разного возрастного состояния (Уранов, 1960); в) место особи в их размерной иерархии (Andrzeiewska, Falińska, 1983; Weiner, Solbrig, 1984; Weiner, 1985; Weiner, Thomas, 1986); г) активность ряда важных ферментов и др.

Наряду с этим жизненное состояние растений может быть оценено с опорой на комплекс количественных признаков, которые отражают ход роста, уровень продуктивности и формообразование особей. Для такой характеристики было предложено название виталитет (Злобин, 1984б). Как и другие виды оценок жизненного состояния — это косвенная и односторонняя оценка, но она выгодно отличается учетом целого комплекса количественных параметров, связанных с наиболее сущностными биологическими процессами (рост, продукция, формообразование), и поэтому характеризует жизненное состояние особей точнее, чем другие виды оценок, хотя не исключает и не заменяет их полностью. При решении многих проблем фитоценологии оценка виталитетного состояния особей и виталитетного состава ценопопуляций дает ценную информацию.

Морфометрия особей растений

Оценки состояния особей являются основой любого популяционного исследования. Особи растений — многопризнаковые биологические системы. Но на практике набор признаков, по которым оценивается их состояние, не может быть бесконечно большим. Он всегда ограничен тем или иным конечным числом и включает в себя признаки разной значимости.

Выбор признаков для оценки виталитетного состояния особей должен отвечать условию их высокой биолого-экологической информативности. Количественные признаки называют параметрами, а их учет — морфометрией. Количественные морфологические признаки подразделяют на группы: статические, которые характеризуют растение в его состоянии на тот или иной момент времени, и динамические, которые отражают процесс роста и формообразования у растений за определенный промежуток времени. В каждую из этих групп входят параметры метрические, получаемые в результате измерений числа, веса или размера отдельных частей растения, и аллометрические, оценивающие их соотношения. Сводка основных морфометрических параметров представлена в табл. 1. Более полный их перечень приведен в работах Квета с сотрудниками (Kvêt et al., 1971) и Ю. А. Злобина (1984а). Полезным путеводителем в пространстве признаков особей растений может служить их функциональная классификация, разработанная Е. Л. Любарским (1985), в которой признаки особей подразделены на пять групп: продукционные, вегетативной подвижности и вегетативного размножения, интенсивности генеративного размножения, наличия

ТАБЛИЦА 1

Наиболее распространенные морфометрические параметры

№ п/п	Наименование	Условное обозначение и расчетная формула	Размерность
		Статические	
		а) метрические	
1	Общая фитомасса особи	W	г
2	Фитомасса листьев	W_L	г
3	Площадь листьев	A	см²
4	Число листьев	N_L	шт
5	Высота особи	h	см
6	Число генеративных органов: цветков, семян, плодов	N_{Fl}, N_{Sm}, N_{Fr}	шт
7	Фитомасса органов репродукции	W_R	г
		б) аллометрические	
8	Площадь листьев на единицу фитомассы особи	$LAR = A/W$	см²/г
9	Фотосинтетическое усилие	$LWR = W_L/W$	г/г
10	Репродуктивное усилие	$RE\ I = W_R/W$ $RE\ II = W_R/A$	г/г г/см²
		Динамические	
		а) метрические	
11	Абсолютная скорость роста	$AGR = (W_2 - W_1)/dT$	г/день
12	Относительная скорость роста	$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1)/dT$	г/г/день
13	Относительная скорость формирования поверхности листьев	$RGRA = (\ln A_2 - \ln A_1)/dT$	см²/см²/день
		б) аллометрические	
14	Нетто-ассимиляция	$NAR = [(W_2 - W_1)/dT] \cdot [(\ln A_2 - \ln A_1)/(A_2 - A_1)]$	г/см²/день
15	Производительность работы листовой поверхности	$LAR\ II = [(A_2 - A_1)/dT] \cdot [(\ln W_2 - \ln W_1)/(W_2 - W_1)]$	см²/г/день

подразделены на пять групп: продукционные, вегетативной подвижности и вегетативного размножения, интенсивности генеративного размножения, наличия резерва запасных питательных веществ и размера этого резерва, деградации особей.

Использование того или иного набора морфометрических параметров определяется особенностями жизненной формы и стратегии данного вида растения. Наиболее легко получаемы и полезны разнообразные метрические и аллометрические параметры. Динамические параметры дают сведения о темпах роста и формообразования. Весьма важны параметры репродуктивной сферы. В репродукции много оттенков, она не может быть выражена одним показателем. Число цветков, семян, плодов, общая масса генеративной части растения — все это характеризует размножение с разных его сторон. Один из наиболее обобщающих показателей уровня репродукции — это репродуктивное усилие (Марков, Плещинская, 1987). Однако для сопоставимых оценок его величины необходима унификация методики.

Использование морфометрических методов требует единообразия в учетных единицах. Фитомассу выражают в сухом веществе. Допустимо использование данных о фитомассе и в сыром веществе, но тогда необходимы стандартные по влажности условия во время сбора и обработки образцов. Согласно принятой методике Международной биологической программы (МБП) при учете поверхности листьев измеряется только их верхняя сторона. Динамические показатели учитываются в период активного роста растений. Интервалы времени рекомендуется брать в 3—14 сут, чтобы за этот период листовая поверхность растений увеличилась в 1.5—2 раза. Некоторое удлинение интервалов времени полезно тем, что гасит флуктуации, связанные с погодными условиями, и лучше выявляет онтогенетические тенденции.

Детерминирующий комплекс признаков

Выявление информативных признаков состояния особей растений — это мало разработанная проблема в учении о ценотических популяциях. Морфологические признаки в пределах каждой особи взаимообусловлены. Между функционально значимыми параметрами преобладают высокие положительные корреляции. Поэтому для оценки состояния особей оказывается возможным использование сравнительно небольшого детерминирующего комплекса признаков. Входящие в этот комплекс признаки называли ключевыми (Злобин, 1975, 1985б), индикаторными (Любарский, Полуянова, 1984) или структурным скелетом (Хайлов, Парчевский, 1983).

Выявление комплекса признаков, диагностирующего виталитет особей, представляет собой непростую задачу. Объективизирует эту процедуру анализ взаимообусловленности признаков с помощью коэффициента корреляции или других мер сходства с последующим использованием для сжатия исходной информации методов многомерной статистики. Наиболее адекватен поставленной задаче факторный анализ. Он сводит множество коэффициентов корреляции к небольшому числу внутренних функциональных единиц — факторов. Обычно число факторов составляет 10—25 % от числа параметров, включенных в обработку. Факторный анализ используется в модификации метода главных факторов, который менее чувствителен к преобразованиям масштаба исходных данных, а главное, не требует учета всех признаков объекта.

Рабочий алгоритм для выделения детерминирующего виталитет особей комплекса признаков включает в себя 4 этапа. Первый этап связан с получением выборки особей из изучаемой популяции. Выборка должна быть репрезентативной в отношении данной популяции, а последняя нуждается в предварительном синтаксономическом и хорологическом определении. Для популяций нормального возрастного типа отбираются особи, находящиеся в генеративном состоянии (g_2) или в зависимости от задач исследования для каждого отдельного возрастного состояния берутся самостоятельные выборки.

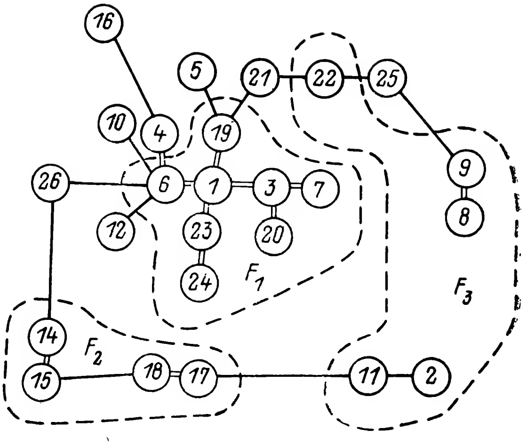


Рис. 1. Группировка морфологических признаков *Alliaria petiolata* по вкладу в факторное решение и их корреляционные плеяды.

Номера признаков *1—4*, *7*, *11*, *14*, *15*, *17—22*, *25—26* соответствуют морфометрическим параметрам, приведенным в табл. 1: *1* — W, *2* — h, *3* — W_L, *4* — N_L, *7* — A, *11* — W_R, *14* — LAR, *15* — LWR, *17* — RE I, *18* — RE II, *19* — AGR, *20* — AGRA, *21* — RGR, *22* — RGRA, *25* — NAR, *26* — LAR II; *5* — диаметр стебля d, *6* — фитомасса стеблей W_S, *8* — средняя фитомасса отдельного листа W_L, *9* — площадь отдельного листа a_L, *10* — число боковых ветвей на главном побеге B, *12* — число цветков N_{Fl}, *16* — отношение фитомассы стеблей к общей фитомассе SWR, *23* — продолжительность существования фитомассы $BMD=[(W_2-W_1)/(\ln W_2-\ln W_1)]\cdot dT$, *24* — продолжительность существования листовой поверхности $LAD=[(A_2-A_1)/(\ln A_2-\ln A_1)]\cdot dT$. Корреляционные связи, достоверные на уровне существенности более 0.9, обозначены двойной линией, на уровне менее 0.9 — одной линией; границы факторов *1*, *2* и *3* с нагрузкой на параметры соответственно не менее 0.9, 0.6 и 0.4 показаны пунктирной линией.

Второй этап состоит в оценке морфометрического статуса каждой отдельной особи на основе нахождения и вычисления параметров роста, продукционного и формообразовательного процессов. Для расчета динамических параметров используют две самостоятельные выборки особей из одной и той же популяции, взятые в периоды времени T_1 и T_2. При первичном изучении нового вида или биоморфы используется не менее 20—30 параметров. Второй этап завершается построением матрицы исходных данных.

Третий этап заключается в вычислении матрицы коэффициентов корреляции на основе R-техники, т. е. с перебором матрицы исходных данных по схеме признак-признак. На четвертом этапе находят для корреляционной матрицы ее факторное решение. Результаты факторного анализа позволяют ранжировать признаки по размеру их вклада в факторное решение. Для оценки виталитета используют признаки с наибольшими факторными нагрузками. Но полная формализация процедуры на этом этапе уже невозможна. Необходимо учитывать биолого-экологические свойства видов.

При интерпретации факторного решения его полезно сравнивать с корреляционными плеядами, полученными для той же корреляционной матрицы. Графическое представление факторного решения и корреляционных плеяд для 25 морфометрических признаков *Alliaria petiolata* дано на рис. 1. В факторном решении наибольшие нагрузки последовательно имели параметры W, LWR, LAR и RGRA. На уровне статистической существенности 0.9 и более выделены 4 корреляционные плеяды. В качестве признака-индикатора первой плеяды выступал параметр W, индикаторами остальных плеяд являлись LAR, RE и a_L. На основании этого в детерминирующий виталитет *A. petiolata* комплекс признаков были включены W, LAR, RE и RGRA. Факторное решение и корреляционные плеяды базируются на одной и той же корреляционной матрице, но они не копируют друг друга, а дополняют, способствуя принятию биологически наиболее содержательного заключения.

Состав детерминирующего виталитет комплекса признаков не одинаков для разных видов растений и разных экологических ситуаций. Но обычно ключевыми признаками виталитета являются фитомасса и листовая поверхность (Злобин, 1981, 1983; Карманова, Ильина, 1984). Признаки генеративной сферы выступают как самостоятельная группа.

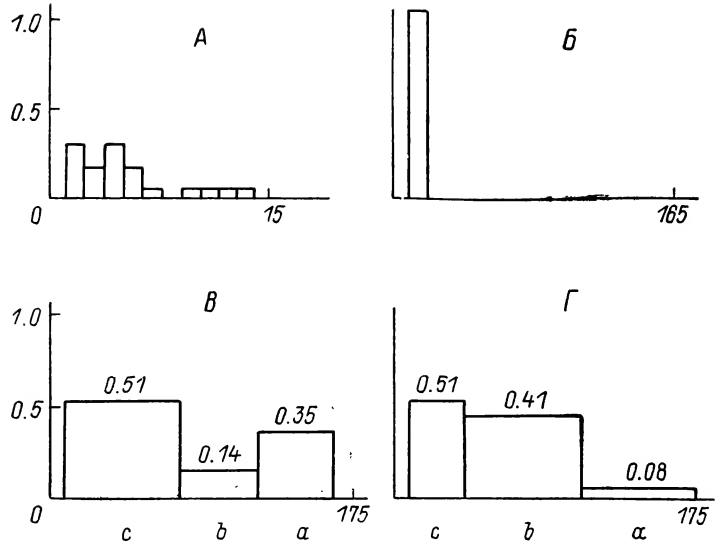


Рис. 2. Разные способы одномерного ранжирования особей *Thlaspi arvense* по фитомассе из посева озимой ржи.

А — гистограмма, разделяющая статистический ряд на 10 равных интервалов, *Б* — гистограмма, разделяющая статистический ряд на 10 равных интервалов при учете максимальной массы особей, *В* — ранжирование выборки с выделением трех классов виталитета (*a*, *b*, *c*) способом $\bar{x}\pm ts_{\bar{x}}$, *Г* — ранжирование с учетом максимальной массы особей способом $\bar{x}\pm ts_{\bar{x}}$. По оси абсцисс — фитомасса, г; по оси ординат — частота в долях единицы.

Виталитетное состояние особей

На основе детерминирующего виталитет комплекса морфометрических признаков каждой особи присваивается тот или иной ранг виталитета — ранг качества. Поскольку оценки виталитета по своей природе являются количественными, оказывается возможным ранжировать особи в порядке убывания их качества, а затем распределить по классам виталитета: первому (высшему) — *a*, второму (промежуточному) — *b* и третьему (низшему) — *c*.

Ранжирование особей можно осуществлять, опираясь на 1, 2 или на полный комплекс признаков, т. е. на основе одномерного, двумерного или многомерного подходов. Процедура одномерного ранжирования не сложна. Она совпадает с установлением иерархии особей по размеру. Но группировка особей на три класса требует принятия содержательных решений. Простое расчленение ранжированного ряда на три равных интервала явно вносит искажения, так как ряды распределения всегда асимметричны. В выборках преобладают особи с малыми значениями ключевого морфологического параметра. Более корректен другой путь: вычисление среднего арифметического для общей совокупности выборок данного цено- или экоклина, а затем группировка особей так, что те из них, которые попадают в интервал более $\bar{x}+ts_{\bar{x}}$, составят высший класс виталитета, в интервал $\bar{x}+ts_{\bar{x}}$ — промежуточный класс, а в интервал менее $\bar{x}-ts_{\bar{x}}$ — низший класс.

Сопоставление разных приемов ранжирования с опорой на один количественный признак иллюстрирует случай с *Thlaspi arvense*, у которой были рассмотрены 8 ценопопуляций: открытого рудерального местообитания, залежи и ряда посевов сельскохозяйственных культур (рис. 2). Ранжирование особей *T. arvense* с последующим расчленением статистического ряда на 10 равных интервалов с учетом лишь массы особей данной выборки дало характерную гистограмму с положительной асимметрией. Такое же ранжирование, но по массе особей из всех 8 популяций, резко изменило картину: все особи выборки сконцентрировались в самом низшем классе градации. Группировка особей на 3 класса с учетом положения средней арифметической только данной выборки явно преувеличила долю особей высшего класса. Сходная группировка (но с опорой на среднюю арифметическую особей всех 8 ценопопуляций) наиболее точно раскрыла и соотношение групп особей разной массы в этой популяции, и своеобразие внутренней структуры данной популяции в отношении других популяций *T. arvense*. Именно этот вариант может быть рекомендован для практической работы.

Двумерный подход основывается на двух морфометрических признаках состояния особей. Группировка их осуществляется в пространстве осей этих признаков. При многомерном ранжировании, когда детерминирующий комплекс включает 3 или более признака, особи сопоставляют, используя парный коэффициент корреляции в форме *Q*-техники, т. е. с перебором по схеме особь-особь. Здесь также допустимо применение корреляции рангов или нормализированного евклидова расстояния. Для заключительного этапа ранжирования привлекают факторный или кластерный анализ. В первом случае особи упорядочивают по размеру факторных нагрузок, во втором — с учетом их положения на дендрограмме.

Возможности каждого из этих подходов иллюстрирует пример с выборкой объемом в 19 особей из ценопопуляции *Alliaria petiolata*. Из табл. 2 видно, что при одномерном ранжировании, проведенном на основе учета фитомассы особей, в класс *a* попало 5.3, в класс *b* — 84.2, а в класс *c* — 10.5 % особей. Двумерное ранжирование в пространстве признаков фитомасса особи/размер листовой поверхности привело к перемещению части особей из промежуточного класса виталитета в высший и низший классы. Доля особей по классам *a*, *b* и *c* в этом случае составила соответственно 15.8, 63.2 и 21.1 %. При многомерном подходе было использовано пять признаков: W, A, RE, RGR и LAR II. Первоначально был проведен корреляционный анализ в виде *Q*-техники, а затем найдено факторное решение. Полнота факторизации составила 98.6 % от исходной общности, на долю первого фактора приходилось 75.6 %. Особи были ранжированы по размеру их вклада в первый фактор. При разделении ранжированного ряда на три равные части в категорию высшего класса виталитета попало 26.3, промежуточного — 15.8, низшего — 57.9 % особей.

ТАБЛИЦА 2

Оценка виталитета особей *Alliaria petiolata* тремя способами

Тип ранжирования	Доля особей по классам виталитета (%, числитель) и их порядковые номера (знаменатель)		
	a	*b*	*c*
Одномерное по W	5.3 7	84.2 1—4, 8—19	10.5 5.6
Двумерное по W/A	15.8 2, 7, 9	63.2 1, 3, 4, 8, 10—16, 18	21.1 5, 6, 17, 19
Многомерное по W, A, RE, RGR, LAR II	26.3 2, 7, 11, 12, 16	15.8 8, 9, 14	57.9 1, 3—6, 10, 13, 15, 17—19

Принципиальная особенность определения виталитета особей по полному детерминирующему комплексу признаков состояла в выявлении их своеобраз-

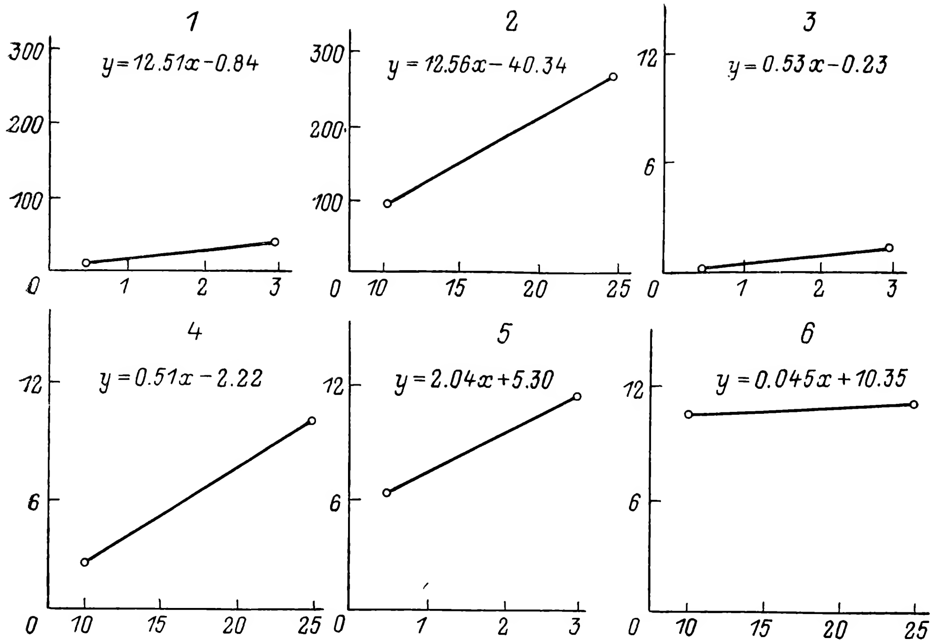


Рис. 3. Зависимость параметров генеративной сферы у особей *Thlaspi arvense* низшего (*1*, *3*, *5*) и высшего (*2*, *4*, *6*) классов виталитета от фитомассы ее особей.

По оси абсцисс — фитомасса, г; по оси ординат — число плодов (*1*, *2*); фитомасса плодов в расчете на особь, г (*3*, *4*); число семян в плоде, шт (*5*, *6*).

ной поляризации. На одном конце ранжированного ряда оказались собранными крупноразмерные особи с наибольшими значениями фитомассы и листовой поверхности, а на другом конце — особи мелкие, но с максимальной относительной скоростью роста и высокими значениями LAR II. Выявленная при многомерном подходе группа мелких, но быстро растущих особей существовала в популяции вполне объективно. Одно- и двумерный подходы оказались недостаточно мощными для их обнаружения. Они опираются на варьирование признаков и результативны только тогда, когда выбранный признак имеет высокий уровень изменчивости. Многомерное ранжирование, основанное на Q-технике факторного анализа, отражает степень биологической целостности особей и скоррелированность их структур.

Найденные для тех или иных особей значения их виталитета представляют собой числовой континуум, в котором зафиксированы лишь полярные ситуации: особи в условиях оптимального выражения их генетического потенциала и особи на границе возможного существования. Если выборка не охватывает эти крайние ситуации, то добавление в нее новых особей в той или иной мере может смещать найденные значения виталитета. Таким образом, достоверность отнесения особи к тому или иному виталитетному состоянию зависит от представленности в изучаемых популяциях наибольшего числа возможных состояний особей. Этой особенностью ранжирование особей по виталитету принципиально отличается от ранжирования по возрастному состоянию, когда отнесение особи к тому или иному этапу онтогенеза абсолютно однозначно.

Иерархия виталитета особей в ценопопуляциях начинает проявляться на ранних этапах роста и развития. С течением времени ее характер может изменяться. Определенная динамика виталитета является популяционной нормой. Способность особей переходить из одного виталитетного состояния в другое придает сообществам повышенную устойчивость.

Особи разного виталитета неодинаково реагируют на эколого-ценотические условия. У них своеобразно сцепление признаков. Это хорошо видно в случае с *Thlaspi arvense* при сравнении связи размера особей низшего и высшего виталитета с параметрами генеративной сферы (рис. 3). У особей класса *c* наблюдается вялое реагирование на увеличение фитомассы, тогда как у особей класса *a* при нарастании размера особей быстро увеличиваются число и общий вес плодов. Исключением является число семян в плоде. У особей высшего класса виталитета оно явно близко к генетически предельной величине, тогда как у особей класса *c* рост фитомассы особей ведет к возрастанию числа семян в плоде почти в 2 раза.

Виталитетный состав ценопопуляций

Соотношение в ценотической популяции особей разного уровня виталитета является важной самостоятельной характеристикой, которая дает оценку уровню жизнеспособности популяции в конкретных условиях обитания. Высокая информативность анализа виталитетного состава популяций обусловлена его первичностью по отношению к другим типам состава популяций.

Методика оценки виталитетного состава популяций не сложна. Набор показателей, характеризующих виталитет конкретных особей, представляет собой статистический ряд. Его асимметрия дает первую приближенную характеристику состава популяции, которая уточняется составлением гистограммы. К обобщенной количественной оценке виталитетного состава ценопопуляций ведет расчленение особей на 3 класса виталитета с вычислением индекса: $Q = 1/2\,(a+b)$, где *a* и *b* соответственно частоты особей высшего и промежуточного классов виталитетного состояния. В зависимости от величины индекса *Q* ценопопуляцию относят к одному из основных виталитетных типов: процветающие, равновесные или депрессивные популяции (Злобин, 1980).

Виталитетный состав ценопопуляций растений определяют многие факторы. На первых этапах это особенности семян (размеры, степень вызревания и т. п.) и условия их прорастания. Позже на смену им приходят размеры всходов и проростков и специфика микроместообитаний. В дальнейшем сказывается общий эколого-ценотический фон. Доля особей высшего класса виталитета в ценопопуляциях может возрастать в течение вегетационного периода, а может и падать вплоть до формирования популяции депрессивного типа. На рис. 4 представлена динамика виталитетного состава ценопопуляций *Medicago sativa* в чистом посеве первого года жизни. Учеты проводили в 6 сроков от фазы семян до плодоношения. Виталитет особей оценивали одномерным способом по величине фитомассы. Виталитетный состав популяций люцерны очень четко раскрыл своеобразие формирования посевов при разной технологии выращивания. В фазе всходов и ювенильных особей происходило некоторое ухудшение качества популяций люцерны одинаково во всех вариантах. Это, вероятно, отражало в первую очередь неравномерность заделки семян и недружность прорастания. С момента появления настоящих листьев виталитетный состав популяций люцерны в целом улучшался, но в посевах с разной технологией этот процесс шел неодинаково. При посеве люцерны с нормой высева 6 кг/га недостаточная густота стеблестоя обусловила развитие сорняков и привела к увеличению в посеве люцерны доли мелкоразмерных особей. Оптимальные условия для формирования стеблестоя люцерны создавались только в варианте с нормой высева семян 14 кг/га при междурядьях шириной 60 см.

Общая устойчивость виталитетного состава ценопопуляций может быть разной, но она всегда явно меньше, чем устойчивость возрастного состава. В сложившихся растительных сообществах популяции ценообразующих видов, как правило, имеют возрастную структуру нормального типа, тогда как их виталитетный состав варьирует от процветающего до депрессивного.

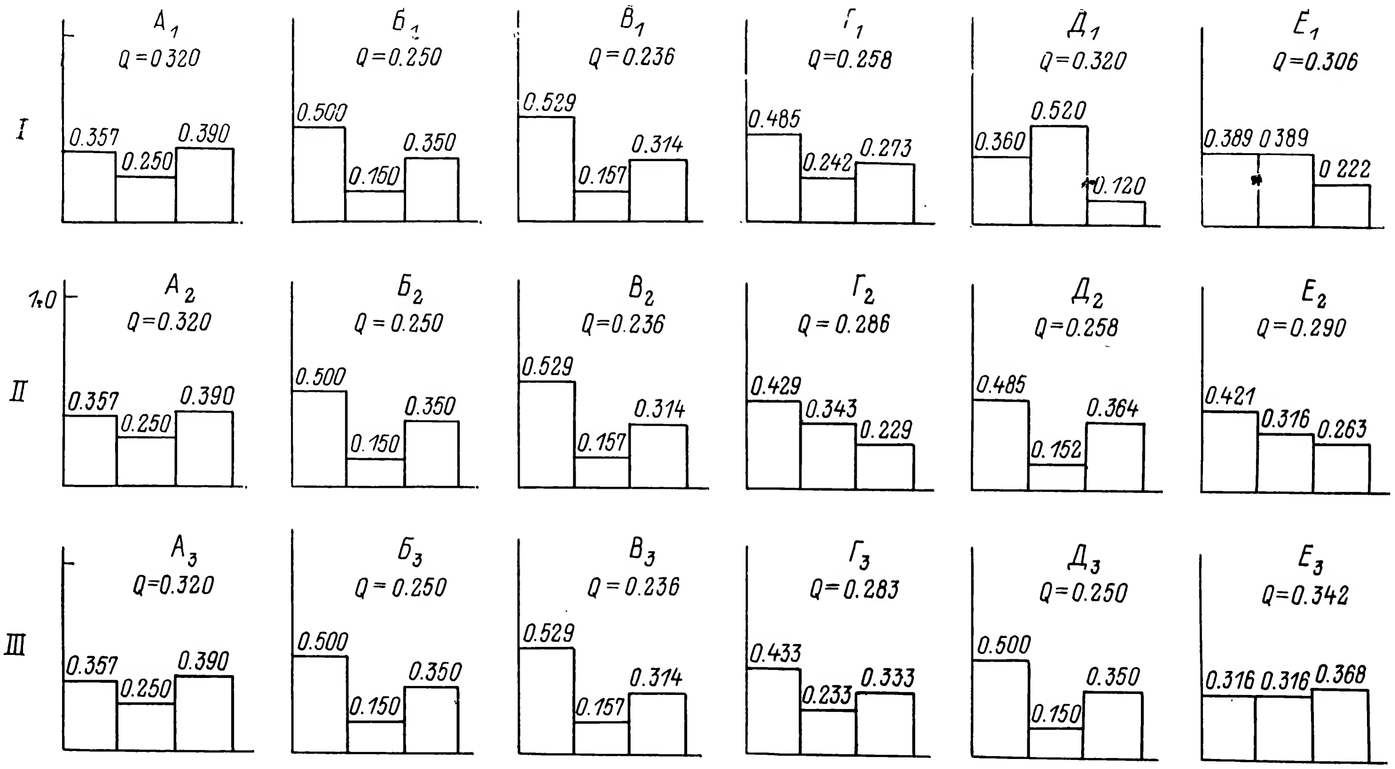


Рис. 4. Динамика виталитетного состава популяций *Medicago sativa* по фазам онтогенеза.

А — семена, *Б* — всходы, *В* — ювенильные особи, *Г* — растения в фазе 6 настоящих листьев, *Д* — растения в фазе 50 настоящих листьев, *Е* — растения в фазе 100 настоящих листьев. Посев с нормой высева: *I* — 6 кг/га семян с междурядьем 45 см, *II* — 6 кг/га с междурядьем 60 см, *III* — 14 кг/га с междурядьем 60 см. По оси абсцисс — классы виталитета (*c*, *b*, *a*), по оси ординат — частоты в долях единицы. *Q* — качество ценопопуляции.

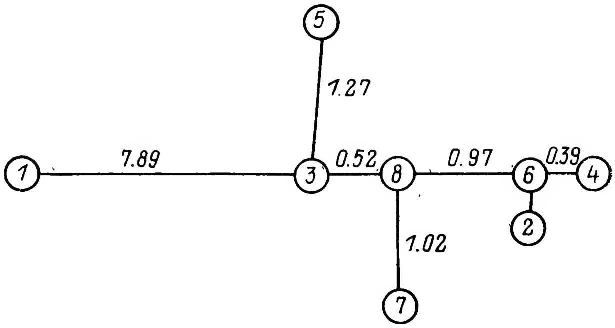


Рис. 5. «Дерево» минимальной протяженности для 8 ценопопуляций *Thlaspi arvense* из разных агрофитоценозов на основе нормализованных евклидовых расстояний.

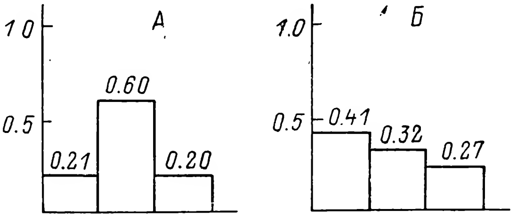
Агрофитоценозы: *1* — группа растений *T. arvense* свободного развития; *2* — залежь; *3* — яровая пшеница бессменно, удобренный фон; *4* — яровая пшеница бессменно, неудобренный фон; *5* — яровая пшеница в севообороте, удобренный фон; *6* — яровая пшеница в севообороте, неудобренный фон; *7* — озимая рожь бессменно; *8* — озимая рожь в севообороте.

Наглядную иллюстрацию изменений виталитетного состава ценопопуляций дает анализ 8 популяций *Thlaspi arvense* из разных мест ее произрастания. Уровень виталитета особей оценивали в этом случае по 5 признакам: W, A, LAR, RE и N_{Fr}, а для ранжирования использовалось нормализованное евклидово расстояние. Видно (рис. 5), что популяции *T. arvense* из любого типа посева и даже на многолетней залежи сильно отличаются по составу от популяции, сформировавшейся на открытом местообитании в условиях почти полного отсутствия конкурентов. В свою очередь все популяции *T. arvense* из посевов близки между собой. Если особи *T. arvense* на открытом местообитании имели среднюю фитомассу 97.2 г, листовую поверхность 988.4 см^2, репродуктивное усилие 20.5 % и число плодов 726.8 шт, то в посевах всех сельскохозяйственных культур эти показатели у *T. arvense* резко снижались: фитомасса до 1.2—4.2 г, листовая поверхность — до 2.5—46.1 см^2, число плодов — до 5.7—45.7 шт. При ценотических стрессах вегетативная сфера страдала больше. Уровень генеративного размножения *T. arvense* поддерживался в посевах за счет увеличения репродуктивного усилия до 32.8—54.1 %.

На виталитетном составе популяций сказываются внутрипопуляционные отношения и в первую очередь плотность популяции. Как общее правило, при повышении плотности в популяции идет измельчание особей. У одних видов при этом усиливается, а у других, напротив, нивелируется дифференциация особей по размеру. Между величиной плотности популяции и ее виталитетным составом нет прямой связи. У *T. arvense*, например (рис. 6), в бессменных посевах яровой пшеницы численность особей на единицу площади посева была высокой на удобренном фоне, но в популяции преобладали особи низшего класса виталитета ($Q=0.295$). Здесь явно более мощный стеблестой пшеницы приводил к резкому снижению виталитета особей ярутки. На неудобренном фоне ослабление эдификаторного действия пшеницы имело следствием заметное улучшение

Рис. 6. Виталитетный состав ценопопуляций *Thlaspi arvense* из бессменного посева яровой пшеницы.

А — неудобренный фон, *Б* — удобренный фон. По оси абсцисс — классы виталитета (*c*, *b*, *a*), по оси ординат — частоты в долях единицы.



качества популяции сорняка (Q=0.400). Аналогичную картину В. И. Василевич усматривал у всей группы патиентов.

Виталитетный состав популяций подвижен и динамичен. Чем экологический режим благоприятнее для популяции, тем больше в ней оказывается особей высшего и промежуточного классов виталитета. Эколого-ценотические стрессы, напротив, ведут к увеличению в популяциях доли угнетенных особей, превращая популяции в депрессивные с выраженной правосторонней асимметрией. Четкое реагирование виталитетного состава ценопопуляций на ценотические, экологические, антропогенные воздействия является фундаментальной биологической закономерностью. На этой базе успешно разрабатывается ценопопуляционная диагностика экотопов (Злобин, 1980; Begon, Mortimer, 1986).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Типы стратегий растений и фитоценотипы // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 368—375. — *Глотов Н. В.* Популяция как естественно-историческая структура // Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала, 1976. Вып. 1. С. 17—25. — *Злобин Ю. А.* Факторный анализ параметров морфогенеза подроста древесных пород // Изв. вузов. Лесн. журн. 1975. № 1. С. 19—22. — *Злобин Ю. А.* Ценопопуляционная диагностика экотопа // Экология. 1980. № 2. С. 22—30. — *Злобин Ю. А.* Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 4. С. 492—505. — *Злобин Ю. А.* Морфометрический подход в ценопопуляционных исследованиях // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО (Донецк, 11—14 мая 1983 г.). Л.: Наука, 1983. С. 141—142.— *Злобин Ю. А.* Ценотические популяции растений. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984а. 51 с. — *Злобин Ю. А.* Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984б. 59 с. — *Злобин Ю. А.* Анализ структуры ценотических популяций в географическом пространстве // Методы картографического мониторинга природных объектов. Ч. 1. Изучение растительного покрова. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985а. С. 3—5. — *Злобин Ю. А.* О некоторых параметрах для оценки реакции ценопопуляций на влияние антропогенных факторов // Антропогенные процессы в растительности. Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, 1985б. С. 89—101. — *Карманова И. В., Ильина Н. А.* Связь между пространственной структурой и продукцией на разных уровнях организации (особь, ярус, сообщество) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 12. С. 1593—1611. — *Любарский Е. Л.* Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. 157 с. — *Любарский Е. Л.* Развитие популяционных исследований на кафедре ботаники Казанского университета // Структура и организация популяций. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1985. С. 4—16. — *Любарский Е. Л., Полуянова В. И.* Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1984. 139 с. — *Любименко В. Н.* Пластичность растений в процессе видообразования // Изв. науч. ин-та им. Лесгафта. 1920. Вып. 2. С. 141—165. — *Марков М. В., Плещинская Е. Н.* Репродуктивное усилие у растений // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 77—83. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204. — *Уильямсон М.* Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с. — *Уранов А. А.* Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65, № 3. С. 77—91. — *Хайлов К. М., Парчевский В. П.* Иерархическая регуляция структуры и функций морских растений. Киев: Наук. думка, 1983. 256 с. — *Яблоков А. В.* Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с. — *Andrzeiewska L., Falińska K.* Struktura wielkości osobników w populacji // Wad. ekol. 1983. Vol. 29, N 1. P. 3—31. — *Begon M., Mortimer M.* Population ecology. A unified study of animals and plants. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1986. 220 p. — *Evans G. C.* The quantitative analysis of plant growth. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1972. 734 p. — *Kvêt J., Ondok J., Nečas J., Jarvis P.* Methods of growth analysis // Plant photosynthetic production. The Hague. 1971. P. 343—391. — *Weiner J.* Size hierarchies in experimental populations of annual plants // Ecology. 1985. Vol. 66, N 3. P. 743—752. — *Weiner J., Solbrig O.* The meaning and measurement of size in plant population // Oekologia. 1984. Vol. 61, N 3. P. 334—336. — *Weiner J., Thomas S. C.* Size variability and competition in plant monocultures // Oikos. 1986. Vol. 47, N 2. P. 211—222.

Сумской филиал
Харьковского сельскохозяйственного института.

Получено 26 VIII 1987.

SUMMARY

The plant coenopopulation is the total sum of individuals of one species, that are formed under the influence of similar phytocoenotic factors and respond equally on them. Within coenopopulation, plant individuals differ from each other by viability level. Viability of individuals estimated according to quantitative parameters of growth, morphogenesis and production processes is referred to as their vitality. Methods of the vitality estimation are based on the one-, two- and multidimensional approach. The quality of coenopopulations are calculated by a formula $Q=1/2\ (a+b)$, where «a» and «b» are frequences of the individuals of the first and intermediate classes. The analysis of vitality pattern of coenopopulations is recommended for their monitoring.

УДК 581.9 : 551.794(571.568)

В. В. Украинцева, Х. А. Арсланов,
Ж. М. Белорусова, В. Н. Устинов

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О РАННЕГОЛОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСТРОВА БОЛЬШОЙ ЛЯХОВСКИЙ (НОВОСИБИРСКИЙ АРХИПЕЛАГ)

V. V. UKRAINTSEVA, H. A. ARSLANOV, J. M. BELORUSOVA, V. N. USTINOV. THE FIRST DATA ON THE EARLY HOLOCENE FLORA AND VEGETATION OF THE BIG LYAKHOVSKY ISLAND (THE NOVOSIBIRSK ARCHIPELAGO)

По результатам палинологического изучения трех разрезов раннеголоценовых отложений, надежно датированных геолого-геоморфологическими исследованиями и радиоуглеродным анализом растительных остатков, приведены данные о составе флор и характере растительности, существовавших в самой северной части о-ва Большой Ляховский (Новосибирский архипелаг). Показано, что в интервале времени 10 540—10 080 лет назад в районы, ныне занятые арктическими тундрами, продвигались субарктические кустарниковые (*Alnus fruticosa*, *Betula exilis*) тундры, что является убедительным свидетельством резкого потепления климата уже в самом начале раннего голоцена.

Современный о-в Большой Ляховский, как и все низкие острова Новосибирского архипелага (рис. 1, *а*), отделился окончательно от материка (Яно-Индигирской низменности) в позднем плейстоцене.

В рельефе острова представлены два типа морфоструктур: неоген-четвертичная пластово-аккумулятивная низменность с абсолютными отметками до 50 м и цокольные возвышенности максимальной высотой до 311 м, сложенные докембрийскими и мезозойскими породами. Коренные породы выходят на дневную поверхность очень редко и почти нигде, кроме п-ова Кигилях, хороших разрезов не образуют. Цокольные возвышенности группируются в две широтные полосы: северную (Гавришка, 241 м над ур. м.; Мокруша, 230 м) и южную (Эмий-Тас, 237 м; Кигилях, 160 м). Все они в той или иной степени расчленены эрозией и охвачены криогенными процессами, выработавшими соответствующие им формы рельефа. Вследствие сильного морозного выветривания распространены каменные осыпи и россыпи, а в юго-западной части острова встречаются каменные столбы причудливой формы — «кигиляхи» («люди»).

Б. А. Юрцев (1974) отнес Новосибирские острова к внеледниковому варианту полосы высокоарктических тундр с менее суровым климатом, большей связностью растительного покрова, меньшей обедненностью флоры. В. Д. Александрова (1977) выделила острова Новосибирского архипелага в самостоятельный геоботанический округ (подобласть арктических тундр, Восточносибирская провинция).

Растительность о-ва Большого Ляховского типична для наиболее северного варианта подобласти арктических тундр. В растительном покрове острова, в том числе и в районе наших исследований (рис. 1, *б*), доминируют пятнистые злаково-ивово-моховые и полигональные мохово-разнотравные тундры. В западной и восточной его частях в плоских недренированных низинах развиты

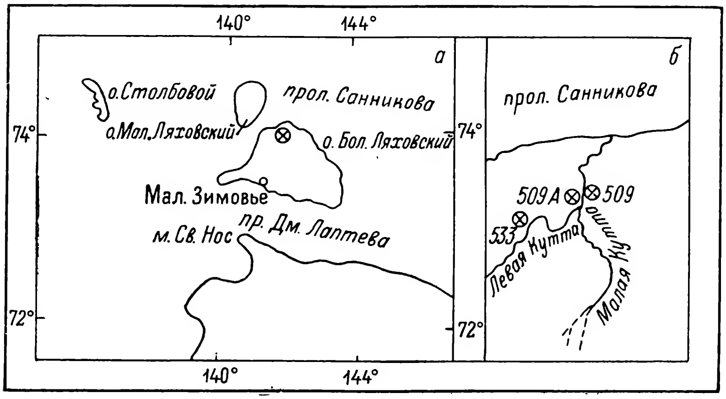


Рис. 1. Карта-схема района исследований (*а*) и местонахождение изученных геологических разрезов (*б*).

злаково- и пушицево-гипновые тетрагональные болота. На речных террасах распространены кочковатые и пятнистые злаково-кустарничково-моховые дриадовые и злаково-разнотравно-моховые тундры. К невысоким возвышенностям с близким залеганием коренных пород и к щебнисто-суглинистым почвам склонов приурочены разнотравно-моховые и ожиково-злаково-моховые тундры, а также мохово-лишайниковая растительность каменных осыпей. На илистых отмелях у моря развита очень скудная растительность из *Puccinellia phryganodes* и *Stellaria humifusa* (Александрова, 1963).

Почти 80 % площади острова занимают четвертичные отложения (Ермолаев, 1932), слагающие пластово-аккумулятивную низменность с геоморфологическими уровнями на абсолютных высотах 30—50 м, 18—20, 7—12, 2—4, 0.2—2.0 м. Самый высокий (30—50 м) и обширный по площади геоморфологический уровень составляет озерно-аллювиальная равнина, сложенная осадками верхнего плейстоцена и голоцена: темно-серыми алевритами с косой, нечеткой слоистостью, лессовидными суглинками и линзами торфа в верхней части разреза. Толщи этих осадков, пронизанные мощными пластами клиновидных ископаемых льдов, содержат остатки млекопитающих верхнепалеолитического комплекса фауны (Черский, 1891; Толь, 1897; Ермолаев, 1932; Вангенгейм, 1963).

В прибрежной части и на шельфе буровыми скважинами вскрыты средне-верхнеплейстоценовые отложения мощностью 21.5 м, залегающие с размывом на осадках позднеплиоцен-раннеплейстоценового возраста. Эти сильно льдистые толщи представлены глинистыми алевритами темно-серого цвета, насыщенными растительным детритом; местами они переходят в лед с примесью алеврита.

На побережье выделяется терраса высотой 18—20 м, генезис которой до конца не ясен. Многие исследователи считают, что она соответствует поверхности аласов,[1] вложенных в вышележащую (30—50 м) озерно-аллювиальную террасу. К днищам аласов приурочены верхнеплейстоценовые (каргинские) озерные отложения мощностью 6.3 м (скв. 112, лин. 16). Вероятно, из уступа этой террасы на южном берегу острова близ устья р. Дымной была извлечена древесина возрастом более 42 тыс. лет, определенная как погребенный плавник, вовлеченный в псевдоморфозу (Костюкевич и др., 1977).

Низкие морские террасы (7—12, 2.5—4.0, 0.5—2.0 м) иногда сливаются в один уровень, создавая широкую прибрежно-морскую террасу. В основании

---

[1] «Алас» (якут.) — обширная плоскодонная котловина размером от 10 м^2 до нескольких десятков км^2, возникающая в области льдистых многолетнемерзлых пород в результате термокарста.

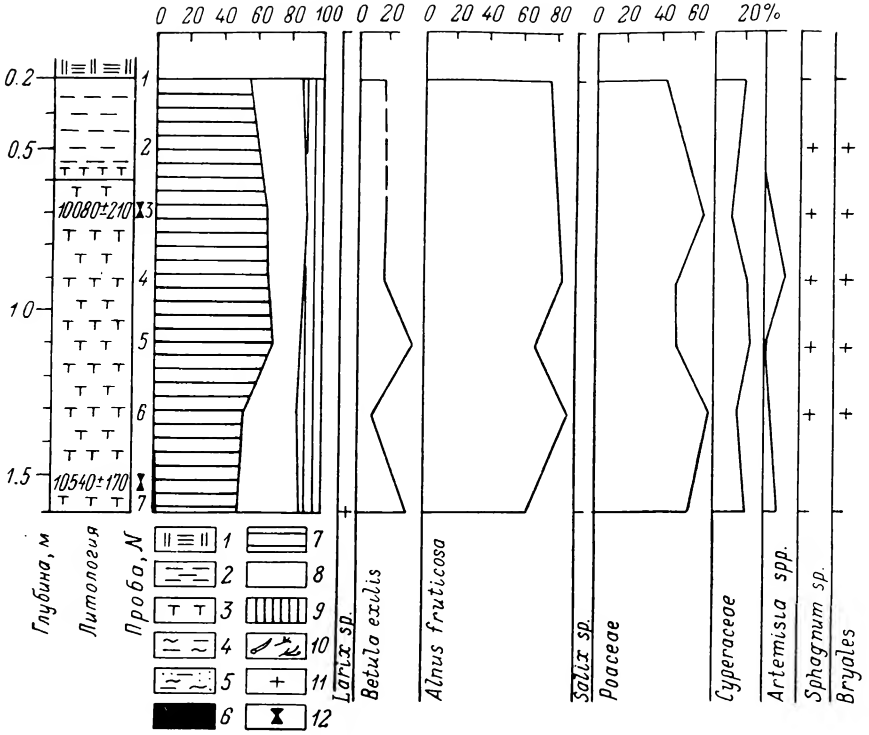


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма раннеголоценовых отложений I надпойменной террасы р. Левая Кутта (о-в Большой Ляховский), обнажение № 533.

1 — почвенно-растительный слой, *2* — алеврит, *3* — торф, *4* — суглинок, *5* — супесь, *6* — пыльца деревьев, *7* — пыльца кустарников и кустарничков, *8* — пыльца трав и мелких кустарничков, *9* — споры споровых растений, *10* — макроостатки растений, *11* — таксон присутствует в количестве менее 1 %, *12* — место отбора пробы на C^{14} анализ.

разреза низких террас, а иногда непосредственно в обнажениях вскрываются нерасчлененные верхнеплиоцен-нижнеплейстоценовые лагунные и дельтовые образования, для которых характерна частая фациальная изменчивость. Самый большой участок прибрежно-морской террасы расположен в северо-западной части острова, где проводились наши исследования. Здесь эта терраса сложена в целом гравийно-галечниковым материалом и песчано-глинистыми отложениями голоценового возраста. В бассейне р. Малая Кутта и ее притоков (рис. 1,*б*) голоценовые отложения образуют террасу высотой 9—10 м. Толщи этих отложений, вскрываемые руслами рек на глубину 1.5—3.0 м, представлены темно-серым, местами почти черным алевритом с многочисленными растительными остатками (корешки и стебли трав, веточки кустарников и кустарничков и, возможно, древесина деревьев) и торфом. Голоценовый возраст толщ осадков, формирующих эту террасу, установлен на основании их приуроченности к определенным геоморфологическим уровням с учетом взаимоотношений друг с другом, а также с уровнями более древних образований и подтвержден тремя радиоуглеродными датами: 10 540±170 лет (ЛУ—1824, ЛУ—1825), 10 080±210 лет (ЛУ—1826), которые получены по образцам торфа, ветвям и корням из озерно-болотных отложений, залегавших в днище аласа.

Наиболее полные разрезы отложений аласового комплекса представлены в нижнем течении р. Малая Кутта, в 4—5 км южнее береговой линии пролива Санникова. На эрозионных склонах долины этой реки и ее притока р. Левая Кутта изучены отложения трех геологических разрезов: № 509, № 509А, № 533 (рис. 1, *б*). На левом склоне р. Левая Кутта в обнажении № 533 вскрываются следующие слои (сверху вниз):

почвенно-растительный слой	0.0—0.2 м;
алеврит желтовато-серый слабоглинистый с корешками трав; встречаются линзочки серовато-желтого алеврита мощностью 1.5 см, а также тонкие (0.5—2.5 см) прослойки буровато-коричневого цвета за счет примеси растительных остатков и торфа	0.2—0.6 м;
торф	0.6—1.6 м.

Две радиоуглеродные даты, полученные по образцам торфа, отобранным на глубинах 1.4—1.6 м и 0.6—0.8 м, указывают на то, что торфонакопление в этом районе началось 10 540±170 лет назад (ЛУ—1824) и завершилось 10 080±210 лет назад (ЛУ—1826), т. е. формирование исследованной метровой толщи торфа продолжалось более 540 лет и шло с достаточно высокой для этих широт скоростью — более 2 мм в год.

В условиях современного сурового климата, характеризующегося недостатком тепла и малым количеством осадков, торфонакопление идет очень медленно, в связи с чем мощность торфов здесь весьма невелика и редко превышает 15 см. Наибольшая мощность торфа (22 см) наблюдалась в низинном болоте с господством *Carex stans* на надпойменной террасе в среднем течении р. Нерпалах (Александрова, 1963).

Судя по составу спорово-пыльцевых спектров (табл. 1) и ходу кривых пыльцы доминантных, субдоминантных и эдификаторных видов (рис. 2), в период формирования всей толщи отложений обнажения № 533 в растительном покрове района исследования достаточно большую роль играл ольховник *Alnus fruticosa*, произраставший, вероятно, по бровкам полигонально-валиковых травяных болот и вокруг озер. Особенно велика была его роль в период формирования верхней толщи торфяника и толщи алеврита. В зарослях ольховника встречалась спорадически березка тощая *Betula exilis* и два вида ив (*Salix polaris*, *Salix* sp.). В понижениях были довольно обильны злаки (*Arctophila fulva*, *Poa* sp., вероятно, *Dupontia* sp.) и осоковые (*Carex* sp., *Cyperaceae*). Набор представителей разнотравья был достаточно богат (*Polygonum ellipticum*, *Minuartia* sp., *Melandrium* sp., *Silene* sp., *Stellaria* sp., *Ranunculus* sp., *Saxifraga* sp. sp., *Chamerion* sp., *Epilobium* sp., *Cassiope tetragona*, *Valeriana capitata*, *Polemonium boreale*, *Artemisia borealis*, *Artemisia* sp.), но, судя по участию их пыльцы в составе спектров, вышеназванные растения большой роли в сложении растительного покрова не играли, так же как гипновые (*Bryales*, *Dicranum* sp. sp.) и сфагновые мхи. Спорадически встречались хвощи (*Equisetum* sp. sp.) и папоротники (*Dryopteris* sp., *Polypodiaceae*). Ни березка тощая, ни ольховник в полосу арктических тундр не заходят. На о-ве Большом Ляховском теперь произрастают, согласно В. Д. Александровой (1960, 1963), 4 вида арктических ив (*Salix polaris*, *S. arctica*, *S. pulchra*, *S. reptans*). Ареал березки тощей лежит почти в 300 км к югу от района наших исследований, а ближайшее местонахождение ольховника — почти в 500 км к юго-востоку, югу и юго-западу (Ареалы . . ., 1977). Факт произрастания ольховника на о-ве Большом Ляховском по его макроостаткам был впервые установлен Э. Толем (1897). На крутом берегу южной оконечности острова «в 3 верстах к востоку от избушки Малое Зимовье в мерзлых суглинистых отложениях (слой 2, сверху) встречаются макроостатки *Alnus fruticosa*, *Salix* sp., лопатка *Lepus* sp. Самая поразительная при этом находка — *Alnus fruticosa*, которая так хорошо сохранилась, что листья твердо сидели, даже вместе с целыми гроздьями цветочных сережек. Кора на ветках и стволе вполне не тронута, целые стволы *Alnus fruticosa* вместе с корнями длиною от 15 до 20 см выставлялись из обнажения. . .

ТАБЛИЦА 1

Результаты палинологического анализа проб из отложений, формирующих левый склон реки Левая Кутта, остров Большой Ляховский, обнажение № 533

Название растения *	№ пробы, глубина (м), литология, C^{14} дата													
	обр. 1, 0.2—0.4, алеврит		обр. 2. 0.4—0.6. алеврит		обр. 3, 0.6—0.8, торф, 10080± ±210 л. н. **		обр. 4, 0.8—1.0, торф		обр. 5, 1.0—1.2, торф		обр. 6, 1.2—1.4, торф		обр. 7, 1.4—1.6, торф, 10540± ±170 л. н. **	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	эбс.	%	абс.	%
Larix gmelinii													2	1.7
Pinus pumila											2	1.3		
P. sibirica													1	0.9
Betula sp. (sect. *Betula*)														
Betula sp. (sect. *Fruticosae*)	3	1.9			2	1.2								
Betula exilis	12	7.8	1		19	11.5	5	3.3	34	22.0	11	7.3	20	7.4
Betula sp. (sect. *Nanae*)	14	9.0			11	6.7	20	13.3	19	12.2	6	4.0	16	13.9
Alnus fruticosa	118	76.2	10		133	80.6	126	82.7	110	64.5	129	86.1	75	62.6
Salix sp. sp.	8	5.1					1	0.7	2	1.3	2	1.3	3	2.6
Potamogeton sp.											1	1.1		
Arctophila fulva	1	1.2												
Poa sp.	3	4.0			5	9.1	5	10.0			10	11.5	9	11.4
Poaceae	33	39.0	1		30	54.6	20	40.0	25	50.0	50	57.7	36	45.5
Eriophorum sp.	1	1.2											1	1.3
Cyperaceae	16	18.8	2		6	11.0	10	20.0	11	22.0	12	13.8	17	19.2
Polygonum ellipticum							1	2.0						
Rumex arcticus													1	1.3
Minuartia sp. sp.	2	2.3	2		3	5.4								
Melandrium sp.											1	1.1		
Silene sp.													1	1.3
Stellaria sp. sp.	1	1.2	3						1	2.0			1	1.3
Caryophyllaceae											1	1.1	1	1.3
Ranunculus sp. sp.	1	1.2			1	1.8	1	2.0						
Ranunculaceae											1	1.1		
Saxifraga sp. sp.	3	4.0							1	2.0				
Chamerion sp.	4	4.6												
Epilobium sp.	5	5.9												
Cassiope tetragona	3	4.0											1	1.3

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Название растения *	№ пробы, глубина (м), литология, C^{14} дата													
	обр. 1, 0.2–0.4, алеврит		обр. 2, 0.4–0.6, алеврит		обр. 3 0.6—0.8, торф, 10080± ±210 л. н. **		обр. 4, 0.8—1.0, торф		обр. 5, 1.0—1.2, торф		обр. 6, 1.2—1.4, торф		обр. 7, 1.4—1.6, торф, 10540± ±170 л. н. **	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Ericaceae	2	2.3			5	9.1	2	4.0	2	4.0				
Polemonium boreale					1	1.8								
Polemonium sp.	3	4.0	1		2	3.6								
Artemisia cf. *borealis*													2	2.5
A. vulgaris	1	1.2											1	1.3
Artemisia sp.			2		3	5.4	6	12.0	1	2.0	2	2.3	2	2.5
Nardosmia sp.							3	6.0	6	12.0	4	4.6		
Saussurea sp.													3	4.0
Senecio sp.	3	4.0	1											
Asteraceae							1	2.0	1	2.0	1	1.1	2	2.5
Dicotyledoneae indeterm.	4	5.2			1	1.8	1	2.0	2	4.0	5	5.7	1	1.3
Sphagnum sp. sp.	5		2		2		5		1		5		1	
Bryales sp. sp.	22		17		18		18		23		30		21	
Equisetum sp.	5		3						1				2	
Dryopteris sp.													1	
Polypodiaceae													1	
Selaginella sibirica	1												1	
Всего подсчитано пыльцы и спор	270		45		240		225		214		272		223	
в том числе:														
деревьев	—		—		—		—		—		—		3	1.3
кустарников+кустарничков	155	57.6	12		165	68.7	152	67.8	155	72.5	150	55.3	115	51.7
трав+мелких кустарничков	85	31.2	11		55	23.0	50	22.0	34	15.8	87	32.0	79	35.4
споровых растений	30	11.2	22		20	8.3	23	10.2	25	11.7	35	12.7	26	11.6

* Названия растений приведены по: «Арктическая флора СССР», т. I—IX; «Флора СССР», т. I—XXX с учетом дополнений и изменений (С. К. Черепанов, 1981).

** Здесь и далее: л. н. — лет назад.

Эти находки ясно показывают, что здесь на Большом Ляховском острове под 74° с. ш. господствовала растительность, северная граница которой теперь на материке лежит на 4 градуса южнее, и что остатки эти никоим образом не могли быть принесены сюда издали; растения же выросли здесь же на месте» (Толь, 1897 : 92).

Почти в 4 км северо-восточнее обн. № 533 изучен другой разрез позднеплейстоцен-раннеголоценовых отложений — обн. № 509, расположенный на правом берегу р. Малая Кутта (рис. 1, *б*). Руслом реки здесь вскрывается следующая толща осадков (сверху вниз):

почвенно-растительный слой	0—0.2 м;
супесь коричневато-темно-серая с корешками трав и мелкими веточками	0.2—0.5 м;
алеврит глинисто-торфянистый темно-серый почти черный с многочисленными растительными остатками (корешки и стебли трав, мелкие веточки кустарников (?), кустарничков (?), деревьев (?)	0.5—1.1 м;
алеврит слабоглинистый, темно-серый	1.1—2.4 м.

Для нижней части толщи алевритов (интервал глубин 2.4—1.1 м) этого разреза характерны: 1) очень слабая насыщенность (16—24 %) пыльцой и спорами растений, произраставших in situ в период ее формирования, и очень бедный их таксономический состав; 2) высокая насыщенность (74—84 %) пыльцой и спорами, переотложенными из более древних (каргинских) толщ (рис. 3). Спектры, синхронные вмещающим их алевритам, представлены спорадическими пыльцевыми зернами кустарников и кустарничков (*Alnus fruticosa*, *Betula exilis*, *Salix polaris*), травянистых растений (*Poa* sp., *Poaceae*, *Carex* sp., *Cyperaceae*, *Minuartia* sp., *Stellaria* sp., *Valeriana capitata*, *Artemisia* sp.), спорами мхов (*Bryales*, в том числе *Dicranum* sp. sp.), плаунка (*Selaginella sibirica*), печеночников (*Hepaticae*).

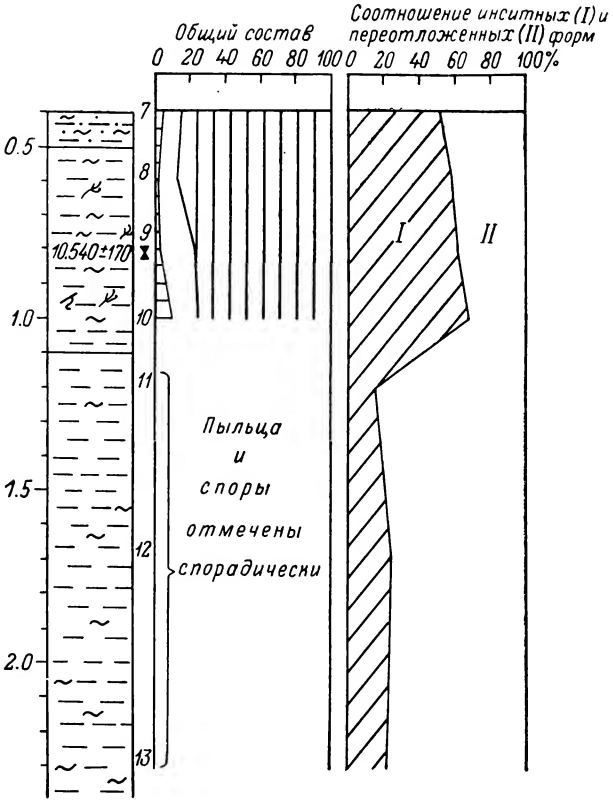
Соотношение в составе спектров пыльцы и спор, синхронных времени аккумуляции вмещающих их алевритов (I) и переотложенных форм (II), ход кривых тех и других на спорово-пыльцевой диаграмме (рис. 3), свидетельствуют о том, что в период формирования нижней толщи алевритов (интервал глубин 2.4—1.1 м) в этом районе был развит очень слабо сомкнутый и очень бедный по составу растительный покров из вышеперечисленных растений,[2] что обусловливало интенсивный размыв более древних (каргинских) толщ отложений. По-видимому, это были фитоценозы пионерного типа в пойме реки.

Выше по разрезу (интервал глубин 1.0—0.4 м) количество пыльцы и спор растений, произраставших in situ (I) во время аккумуляции верхней части толщи алеврита и слоя супеси, сильно возрастает, тогда как количество переотложенных форм (II) значительно сокращается (рис. 3). В составе спектров первой группы доминируют споры; на их долю приходится 75.5—87.6 % всех подсчитанных форм; это главным образом споры гипновых мхов *Bryales*, в том числе *Dicranum* sp. sp. (80.3—99.1 %). На долю спор хвощей приходится 0.9—2.3 %; лишь на глубине 1.0 м доля их резко возрастает до 17.3 %. Отмечены единичные споры *Huperzia selago* (на гл. 0.8 м), *Polypodiaceae*, *Sphagnum* sp., *Selaginella sibirica*. На долю пыльцы травянистых растений приходится от 11.0 до 20.4 %; доминирует в этой группе пыльца злаковых (33.4—40.0 %) и осоковых (23.6—37.0 %); достаточно много (от 10.0 до 15.3 %) пыльцы гвоздичных (*Minuartia* sp., *Stellaria* sp., *Caryophyllaceae*); значительно меньше полыней — (1.4) 6.0—8.7 %; пыльца верескоцветных отмечена в небольшом количестве

---

[2] Вероятно, за исключением *Alnus fruticosa* и *Betula exilis*, пыльцевые зерна которых являются, по-видимому, дальнезаносными.

Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма раннеголоценовых отложений I надпойменной террасы р. Малая Кутта (о-в Большой Ляховский), обнажение № 509. Обозначения те же, что и на рис. 2.



(не более 4 %). Единичными пыльцевыми зернами представлены *Ranunculus* sp. sp., *Saxifraga* sp., *Valeriana capitata*, *Arctous* sp., *Polemonium* sp. Причем последних двух таксонов в современной флоре нет. Состав вышеохарактеризованных спектров отражает существование разнотравно-осоково-моховых тундр, хорошую основу дернины которых образовывали гипновые мхи.

C^{14} дата 10 540±170 лет (ЛУ—1825), полученная по корням трав и мелким веточкам кустарников или кустарничков, отобранным с глубины 0.8 м, свидетельствует о том, что толща алеврита, формировавшаяся в интервале глубин 1.0—0.5 м, одновозрастна базальной части торфяной залежи, формировавшейся в долине р. Левая Кутта в это же время.

Почти в километре к юго-западу от обнажения № 509 изучен еще один разрез — обнажение № 509А, расположенное на левом склоне долины р. Малая Кутта (рис. 1, *б*). В центральной части аласа на абсолютных отметках, не превышающих 9—10 м, рекой вскрывается следующая толща осадков (сверху вниз):

почвенно-растительный слой	0—0.2 м;
алеврит песчано-глинистый (супесь) желтовато-серый с многочисленными растительными остатками (корни, стебли трав, семена)	0.2—0.4 м;
переслаивание темно-серого алеврита слабоглинистого желтовато-серым алевритом; мощность слоев от 0.4 см до 4.0 см; контакты четкие, местами подчеркиваются ожелезнением; встречаются корни растений	0.4—0.6 м;
алеврит темно-серый монотонный, слабоглинистый, с субгоризонтальными микроволнистыми ожелезненными прослойками мощностью до 1.5 см; на глубине 2.2—2.5 м встречаются прослойки серовато-желтого алеврита мощностью от первых миллиметров до 7—8 см; слои, формирующие их, слабоволнистые, наклонные	0.6—2.8 м.

Для всех проб, отобранных из отложений этого разреза, характерна достаточно высокая насыщенность пыльцой и спорами. Однако в спектрах 5 проб

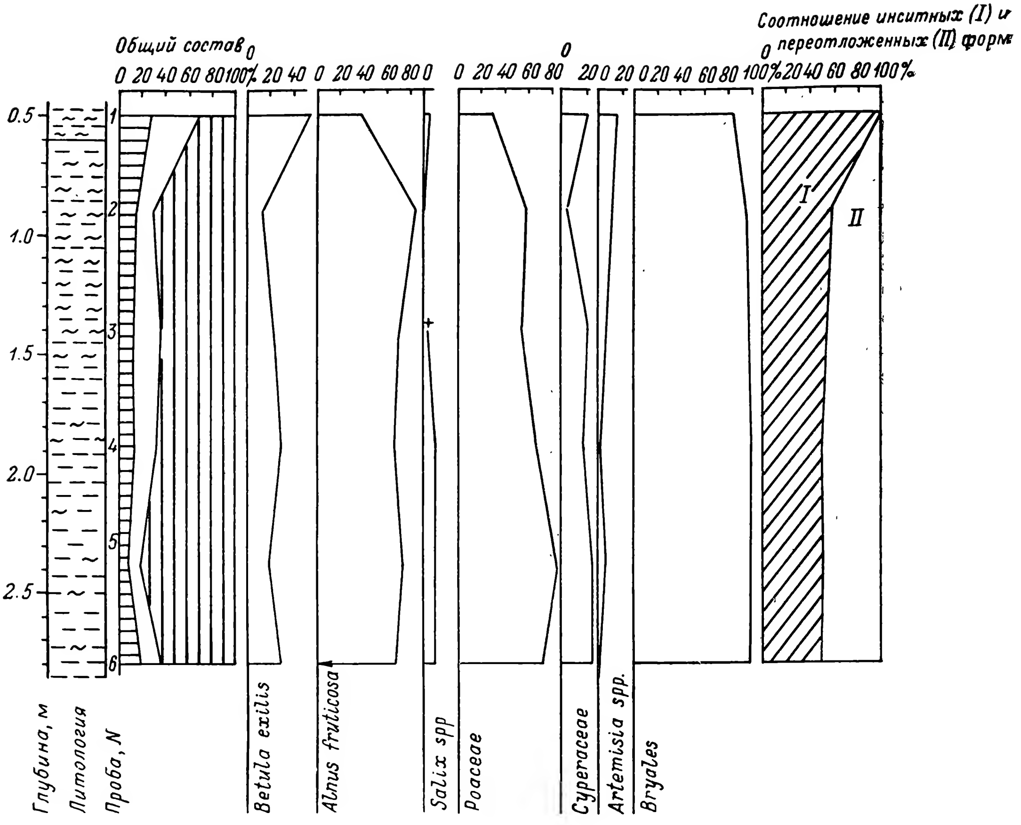


Рис. 4. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений левого склона р. Малая Кутта (о-в Большой Ляховский), обнажение № 509А. Обозначения те же, что и на рис. 2.

(№ 2—6), характеризующих большую часть разреза (интервал глубин 0.9—2.8 м), количество пыльцы и спор растений, произраставших in situ (I), и переотложенных форм (II) представлено почти в равных соотношениях. Переотложенные формы полностью отсутствуют лишь в спектре пробы № 1, отобранной с глубины 0.5 м (рис. 4). В составе спектров проб № 2, 4—6 (интервал глубин 0.9—2.8 м) нет даже дальнезаносной пыльцы деревьев. Только в спектре пробы № 3 встречено 1 пыльцевое зерно *Picea obovata*. Во всех этих 5 пробах на долю пыльцы кустарников и кустарничков приходится 7.7—19.0 %, а на долю пыльцы трав и мелких кустарничков — 9.2—23.0 %. Доминируют же в составе спектров всех проб споры споровых растений (64.7—83.0 %). Причем абсолютное господство в этой группе (96.0—98.0 %) принадлежит спорам гипновых мхов *Bryales*, *Dicranum* sp. sp. Споры *Sphagnum* sp., *Equisetum* sp., *Huperzia selago*, *Selaginella sibirica* встречаются спорадически, в сумме на их долю приходится лишь 2—4 %. В группе пыльцы травянистых растений и мелких кустарничков господствует пыльца злаковых (58.0—86.0 %); пыльца осоковых (*Carex* sp., *Cyperaceae*) составляет (4) 16.0—25.0 %; полыней *Artemisia* sp. sp. — (4) 8.0—12.0 %. Очень низок процент участия в спектрах следующих представителей разнотравья: *Senecio* sp. (6.0 %), *Dryas* sp. (4.5 %), *Minuartia* sp. (3.0—4.0 %), *Thalictrum* sp. (3.0 %), *Saxifraga* sp. (2.5 %), *Saussurea* sp. (2.5 %), *Rumex* sp. (2.5 %), *R.* cf. *arifolius* (2.5 %), *Parnassia* sp. (1.0—4.0 %), *Ranunculus* sp. (1.0—3.7 %), *Stellaria* sp. (1.0—1.5 %), *Lloydia* cf. *serotina* (1.5 %), *Polygonum* sp. (1.0 %), *Valeriana capitata* (1.0 %), *Potentilla emarginata* (1.0 %), *Ericaceae* (1.0 %).

Состав приведенных выше спектров, характеризующих голоценовые отложения в интервале глубин 0.9—2.8 м, указывает на то, что в окрестностях местонахождения обнажения № 509А довольно длительное время существовали сильно заболоченные, вероятно, кочкарные злаково-осоково-разнотравно-моховые тундры с небольшим участием *Betula exilis* и *Alnus fruticosa*. Причем почти все это время здесь имели место явления «пятнящейся» эрозии,[3] свидетельством чего является, на наш взгляд, стабильно высокий процент переотложенных форм по всему разрезу (рис. 4, II).

В отличие от спектров, характеризующих отложения в интервале глубин 2.8—0.9 м, в составе спектра пробы № 1 (гл. 0.5 м) ведущая роль перешла к пыльце трав и мелких кустарничков (40.0 %), возросло также участие пыльцы кустарников и кустарничков (28.5 %), тогда как участие спор споровых растений резко сократилось и составляет лишь 30.0 % (рис. 4). Причем в группе пыльцы трав и мелких кустарничков ведущая роль принадлежит пыльце злаков *Poa* sp. sp., *Poaceae* (28.3 %), осоковых *Cyperaceae* (20.0 %) и полыней *Artemisia* sp. sp. (16.0 %). На долю пыльцы сложноцветных (*Taraxacum* cf. *ceratophorum*, *Asteraceae*) и верескоцветных (*Ericaceae*) приходится по 5.0 %. Единичными зернами представлены следующие таксоны: *Juncus* sp., *Stellaria* sp., *Caryophyllaceae*, *Ranunculus* sp., *Saxifraga* sp., *Papaver* sp., *Epilobium dahuricum*, *Valeriana capitata*. В группе пыльцы кустарников и кустарничков господствует пыльца *Betula exilis* (52.4 %), на долю пыльцы *Alnus fruticosa* приходится 37.0 %, а на долю пыльцы ив — 1.8 %. Отмечены дальнезаносные зерна *Pinus sibirica* и *P. pumila* (по 1 пыльцевому зерну). В группе споровых растений господствуют споры гипновых мхов *Bryales* (83.9 %). На долю спор *Equisetum* sp. (4.8 %), *Huperzia selago* (6.5 %), *Selaginella sibirica* (2.4 %), *Polypodium* sp. (1.2 %), *Sphagnum* sp. (1.2 %) в сумме приходится 16.1 %. Состав вышеохарактеризованного спектра пробы № 1 свидетельствует о том, что процессы эрозии стабилизировались и сформировался устойчивый растительный покров — травяно-кустарничково-моховые тундры.

Итак, вышеприведенные палинологические данные, полученные в результате исследований трех геологических разрезов, расположенных в самой северной части о-ва Большой Ляховский (бассейн р. Малая Кутта), впервые проливают свет на характер раннеголоценовой флоры, растительности и климата не только района наших исследований, но и острова в целом.

В составе раннеголоценовых флор, надежно датированных геолого-геоморфологическими исследованиями и радиоуглеродным анализом органических остатков (табл. 2), установлен ряд таксонов, которые отсутствуют в современной флоре острова. Это прежде всего такие кустарники и кустарнички, как *Alnus fruticosa*, *Betula exilis*, *Cassiope tetragona*, ряд травянистых растений (*Thalictrum* sp., *Chamerion* sp., *Epilobium dahuricum*, *Polemonium boreale*, *Polemonium* sp., *Dryopterys* sp., *Polypodium* sp., *Lycopodium annotinum*, *Selaginella sibirica*), обычных теперь в полосе субарктических и горных тундр, лесотундре, лесной (северная часть) области.

Судя по участию пыльцы *Alnus fruticosa* и *Betula exilis* в составе спорово-пыльцевых спектров обнажения № 533 (рис. 1, 2) и обнажения № 509А (рис. 4), можно с уверенностью утверждать, что в интервале времени 10 540±170—10 080±210 лет назад они были обычны в составе растительного покрова даже в этой самой северной (74° с. ш.) части острова.[4]

---

[3] Описано В. Д. Александровой (1963) для современных геоэкосистем о-ва Большого Ляховского.

[4] Обнаруженные Толем (1897) в юго-западной части острова макроостатки *Alnus fruticosa*, которые он синхронизировал с теплой «мамонтовой» эпохой, судя по их сохранности и стратиграфическому положению, должны датироваться голоценом.

ТАБЛИЦА 2

Состав раннеголоценовых флор о-ва Большой Ляховский

Название растения *	О-в Большой Ляховский		
	р. Левая Кутта	р. Малая Кутта	
	обн. № 533, 10080±210 л. н. ** (ЛУ–1826), 10540±170 л. н. (ЛУ–1824)	обн. № 509, 10540±170 л. н. (ЛУ–1825)	обн. № 509А
Bryophyta			
Sphagnum sp. sp.	+	+	+
Dicranum sp.	—	+	+
Bryales sp. sp.	+	+	+
Pteridophyta			
Dryopteris sp.	+	—	—
Polypodium sp.	—	—	+
Polypodiaceae	+	+	—
Equisetum sp.	+	+	+
Huperzia selago	—	+	+
Lycopodium annotinum	—	—	+
Selaginella sibirica	+	+	+
Gymnospermae ***			
Picea obovata	—	—	+
Larix gmelinii	+	+	—
Pinus sibirica	+	—	+
P. pumila	+	+	+
Angiospermae			
Potamogeton sp.	+	—	—
Arctophila fulva	+	—	+
Poa sp.	+	+	+
Poaceae	+	+	+
Carex sp. sp.	—	+	+
Eriophorum sp.	+	—	—
Cyperaceae	+	+	+
Juncus sp.	—	—	+
Lloydia cf. *serotina*	—	—	+
Salix polaris	—	+	+
Salix sp. sp.	+	+	+
Betula exilis	+	—	+
Alnus fruticosa	+	+	+
Polygonum ellipticum	+	—	+
Rumex arcticus	+	—	—
Minuartia sp., sp.	+	+	—
Melandrium sp.	+	—	—
Silene sp.	+	—	—
Stellaria sp., sp.	+	+	+
Caryophyllaceae	+	+	—
Ranunculus sp., sp.	+	+	+
Thalictrum sp.	—	—	+
Ranunculaceae	+	—	—
Papaver sp.	—	—	+
Saxifraga sp., sp.	—	+	+
Dryas sp.	—	—	+
Potentilla cf. *emarginata*	—	+	+
Chamerion sp.	+	+	+
Epilobium dahuricum	+	—	+
Cassiope tetragona	—	—	+
Ericaceae	+	+	+
Polemonium boreale	+	+	—
Polemonium sp.	—	—	+
Valeriana capitata	+	+	+
Artemisia cf. *borealis*	+	—	—
A. vulgaris	+	+	—
Artemisia sp.	+	+	+
Nardosmia sp.	+	—	—
Saussurea sp.	+	—	+
Senecio sp.	+	+	—
Taraxacum cf. *ceratophorum*	—	+	—
Asteraceae	+	—	+
Dicotyledoneae indeterm.	+	+	+

* Названия растений приведены по: «Арктическая флора СССР», т. I—IX; «Флора СССР», т. I—XXX с учетом дополнений и изменений (С. К. Черепанов, 1981).

** л. н. — лет назад.

*** Ареалы перечисленных хвойных пород не достигали района исследований.

Нет сомнений и в том, что уже 10 540±170 лет назад в бассейне р. Малая Кутта проходил предел их северного распространения. Об этом свидетельствует состав спорово-пыльцевых спектров отложений обнажения № 509, расположенного почти в 4 км северо-восточнее обнажения № 533 (рис. 1). В отличие от спектров обнажения № 533, где пыльца *Alnus fruticosa* и *Betula exilis* доминирует, как показано выше, в спектрах обнажения № 509, одновозрастных спектрам отложений обнажения № 533, пыльца ольховника и березки тощей представлена единичными зернами, которые приносились ветрами из ближайших мест их произрастания в бассейне р. Левая Кутта.

Состав спорово-пыльцевых спектров, характеризующих отложения раннего голоцена северной части о-ва Большой Ляховский, указывает на то, что в интервале времени 10 540±170—10 080±210 лет назад в этом районе существовал континуум растительности от субарктических (кустарниковых) тундр и валиково-полигональных болот, поросших на повышенных участках ольховником и березкой тощей, в бассейне р. Левая Кутта до разнотравно-осоково-злаково-моховых тундр в бассейне р. Малая Кутта.

Таким образом, состав реконструированных флор и характер растительности, более высокая мощность торфяника и более высокие, чем теперь, темпы его накопления в интервале времени 10 540±170—10 080±210 лет назад свидетельствуют о более благоприятном климате в указанный временной интервал. Во всяком случае, уже в самом начале раннего голоцена — 10 540±170 лет назад — на широте местонахождения обнажения № 533 (74° с. ш.) теплообеспеченность была близка теплообеспеченности тех районов материковой части, где теперь распространены субарктические тундры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Флора сосудистых растений острова Большого Ляховского (Новосибирские острова) // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 11. С. 1687—1693. — *Александрова В. Д.* Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского // Новосибирские острова. Тр. Аркт. и Антаркт. НИИ Гл. упр. Сев. мор. пути Мин. мор. флота СССР. Л., 1963. Т. 224. С. 6—36. — *Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 186 с. — *Ареалы* деревьев и кустарников. Л.: Наука, 1977. 95 с. — *Вангенгейм Э. А.* Фауна четвертичных млекопитающих о. Большого Ляховского // Новосибирские острова. Тр. Аркт. и Антаркт. НИИ Гл. упр. Сев. мор. пути Мин. мор. флота СССР. Л., 1963. Т. 224. С. 73—86. — *Ермолаев М. М.* Геологический и геоморфологический очерк острова Большого Ляховского // АН СССР. Тр. СОПС, сер. Якутская. 1932. Вып. 7. С. 147—228. — *Костюкевич В. В., Дегтярева Г. П., Иванов И. Е., Нистеренко С. А.* Радиоуглеродные данные Ин-та мерзлотоведения СО АН СССР. III. // Бюл. Комис. по изуч. четвертичн. периода. 1977. № 47. С. 145—152. — *Толь Э.* Ископаемые ледники Ново-Сибирских островов, их отношение к трупам мамонтов и к ледниковому периоду // Зап. имп. русск. географ. о-ва по общ. географии. 1897. Т. 32, № 1. С. 1—137.— *Черский И. Д.* Описание коллекций послетретичных млекопитающих животных, собранных Ново-Сибирской экспедицией 1885—1886 гг. СПб., 1891. 706 с. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский государственный университет,
Педагогический институт им. А. И. Герцена,
Ленинград,
Всесоюзный геологический научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 3 X 1988.

SUMMARY

The data on the flora composition and on the characteristic features of vegetation cover are presented in accordance with palynological study of three deposit profile cuts of the Early Holocene deposits, which are reliably dated by the geologo-geomorphological investigation and radiocarbon analysis of plant remnants. These floras and vegetation have exhisted in the very northern part of the Big Lyakhovsky Island (the Novosibirsk Archipelago). It is shown that from 10 540 up to 10 080 years ago in regions now occupied by arctic tundras, subarctic shrub (*Alnus fruticosa, Betula exilis*) tundras were spreading. This fact is considered as convincing evidence that the climate became significantly warmer at the very beginning of the Early Holocene.

УДК 581.412 : 582.29

Н. С. Голубкова, Л. Г. Бязров

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ЛИШАЙНИКОВ И ЛИХЕНОСИНУЗИИ

N. S. GOLUBKOVA, L. G. BYAZROV. LIFE FORMS OF LICHENS AND LICHENOSYNUSIA

Жизненные формы лишайников образуют растения разных таксономических групп, сходные по общему облику, способам их прикрепления к субстрату, которые отражают приспособление организмов к среде обитания. Разнообразие форм слоевищ лишайников обусловлено грибным компонентом, однако у жизненных форм лишайников много признаков, сближающих их с цветковыми. Классическое понимание синузии как внутриценотической группировки базируется на представлениях о жизненных формах растений. Формируемые лишайниками в сообществах синузии также должны выделяться как объединение конкретных пространственно обособленных группировок, развивающихся в сообществе в однородных условиях среды и сходных по видовому составу и жизненным формам лишайников.

Изучение флоры лишайников региона, как правило, сопровождается и ее экологическим анализом. При этом, с одной стороны, характеризуют приуроченность видов к различным субстратам, с другой — дают соотношение состава жизненных форм во флоре. В последнем случае нередко ограничиваются подсчетом числа лишь таких крупных морфотипов лишайников, как накипные, листоватые и кустистые. Однако трудно согласиться, что названные три категории достаточно адекватно отражают все многообразие габитуса лишайников и форм их приспособления к среде, что является предпосылкой группирования растений в жизненные формы. Понимание этого уже неоднократно побуждало к разработке более дробной системы жизненных форм лишайников. Одной из первых, видимо, следует считать классификацию E. Frey (1924), который при описании лишайниковых группировок Альп выделил жизненные формы кустистых и корковых лишайников, а среди листоватых — формы Parmelia, Umbilicaria и др. Сходные системы форм роста споровых растений, в том числе и лишайников, примерно в те же годы были опубликованы и другими авторами (Hilitzer, 1925; Ochsner, 1928; Schulz, 1931). Номенклатура жизненных форм базировалась на таксономических названиях родов лишайников, у представителей которых наиболее полно проявлялись признаки выделяемых жизненных форм.

Довольно популярна у лихенологов детальная классификация жизненных форм O. Klement (1955). Она имеет много общего с системами уже упомянутых авторов, ибо в основу ее положен тот же морфолого-таксономический принцип. Лишь для обозначения форм накипных лишайников употребляются описательные термины, например Innenkrusten (внутрикорковые), Außenkrusten (внешнекорковые). Каждая выделенная жизненная форма наряду с морфологической имела и экологическую характеристику, указывались отношения представителей ее к свету, субстрату, их конкурентная способность. Описательные термины при классификации жизненных форм лишайников использовали и другие ученые (Tomaselli, 1949; Omura, 1950).

Названные выше авторы отождествляли понятия «жизненная форма» и «форма роста» лишайников. Разграничить их попытался F. Mattick (1951). В предложенной им системе форм роста лишайников, основанной на морфологическом строении слоевища, главными признаками автор считал наличие или отсутствие ясного слоевищного края. Им различались: 1а) корковые лишайники без ясного слоевищного края (пылящие и лепрозные); 1б) корковые лишайники с ясным слоевищным краем (чешуйчатые, чешуйчато-раковиновидные, узколопастные корковые розетковидные, листовато-чешуйчатые). Среди листоватых выделялись узколопастные и широколопастные формы, щитовидные и лентовидные; среди кустистых — ленточные, нитевидные, шиловидные и вильчато разветвленные и др. В этой же работе Mattick привел и классификацию жизненных форм лишайников. Он выделил 3 группы: кочующие лишайники, приросшие, укоренившиеся. В каждой из этих групп имеется несколько жизненных форм. Например, в группе приросших лишайников автор различал 5 жизненных форм: Epilichenes (слоевище на поверхности субстрата, прижатое к нему), Kryptolichenes (слоевище погружено в субстрат), Nephelolichenes (длинное висячее слоевище с незначительным контактом с субстратом) и др. J. Barkman (1958) также различал понятия «жизненная форма» и «форма роста» лишайников. Система последних мало отличалась от классификаций других авторов. Для их обозначения также использовались таксономические названия наиболее характерных родов лишайников. Одновременно Barkman привел две системы жизненных форм криптогамных растений, в том числе и лишайников. Одна из них базируется на показателях водного режима, главным образом способности впитывать воду. Представители первой группы — Atmophyta — имеют сравнительно низкую влагоемкость (50—250 % от веса сухой массы). Ее образуют представители лишайников, имеющих лепрозное или сильно соредиозное слоевище. Растения второй группы — Amphyphyta — имеют средние показатели влагоемкости (300—500 %) и очень высокое осмотическое давление (800—1300 атм.). К ней отнесены нелепрозные корковые и листоватые виды. Лишайники третьей группы — Ombrophyta — отличаются высокой влагоемкостью (650—1700 %) и относительно низким осмотическим давлением (10—100 атм.). Ее образуют слизистые лишайники. Как отмечал А. Н. Окснер (1971), система эта интересна, но сложна для практического применения, так как требует лабораторного определения влагоемкости представителей всех родов лишайников изучаемого региона.

В основу другой системы жизненных форм Barkman (1958) положил такие признаки, как способ прикрепления слоевищ к субстрату и их высоту. Фактически эта система несколько развивает некоторые модификации популярной для цветковых растений системы жизненных форм Раункиера, в частности, разработанную J. Braun-Blanquet (1951), в которой лишайники включены в типы — эндофиты, гемикриптофиты (таллофиты), хамефиты, для обозначения жизненных форм лишайников Barkman использовал номенклатуру этой системы, придав терминам несколько иной смысл, что само по себе некорректно. Он предполагал, что в результате сильного нагрева солнцем, значительного воздействия ветра, аккумуляции пыли, особенно в трещинах, в слое субстрата в несколько миллиметров и в слое прилегающего воздуха в несколько сантиметров толщиной создается особый микроклимат, в котором и обитают растения. Поэтому важно знать, к какому из этих слоев принадлежат те или иные виды лишайников. Для эпифитных лишайников были предложены 4 основных типа жизненных форм: 1) эндофлеофиты (эндофлеоидные накипные лишайники); 2) гемикриптофиты (эпифлеоидные лишайники, но прижатые к субстрату, высота слоевища 0.5—2 мм); 3) хамефиты (слабо прикрепленные к субстрату лишайники, высота слоевищ 0.5—1 см); 4) фанерофиты (кустистые лишайники, высота слоевищ более 1 см). Оценивая эту систему, трудно не согласиться с Окснером (1971), что микроклиматический градиент вряд ли может быть основой дифференциации на жизненные формы отличающихся широкой экологической амплитудой лишайников.

На I конференции по споровым растениям Украины (1969) Окснер пред-

ТАБЛИЦА 1

Классификация жизненных форм лишайников Монголии (Голубкова, 1983) (в скобках — латинские буквенные обозначения единиц классификации)

Отдел	Тип	Класс	Группа
Эндогенные (En)	Плагиотропные (Pl)	Накипные (Ct)	Эндофлеоидные (Eph) Эндолитные (El)
Эпигенные (Ep)	Плагиотропные (Pl)	Накипные (Ct)	Однообразнонакипные (Cr) Диморфные (Dm) Чешуйчатые (Sq)
		Умбиликатные (Um)	Умбиликатнонакипные (Uc) Умбиликатнолистоватые (Uf)
		Листоватые (Fl)	Широколопастные ризоидальные (Ll) Рассеченнолопастные ризоидальные (Sl) Вздутолопастные неризоидальные (Cl)
	Плагио-ортотропные (Pl—Or)	Бородавчато- или чешуйчато-кустистые (Sqf)	Шило- или сцифовидные (Sc) Кустисто-разветвленные (Fr)
		Листовато-кустистые (Lf)	Листовато-кустистые повисающие (Lfp)
	Ортотропные (Or)	Накипные (Ct)	Карликово-кустистые (Pf)
		Кустистые (Fc)	Кустистые прямостоячие (Fe) Кустистые повисающие (Fp) Кустистые стелющиеся (Fd)
	Свободноживущие (Lb)	Накипные (Lct) Листоватые (Llb)	Эгагропильные (Lag) Листоватые рассеченнолопастные (Lsl) Листоватые пластинчатые (Lla)
		Кустистые (Lf)	Кустистые разветвленные (Lfr)

ложил подробно разработанную им классификацию жизненных форм лишайников. К сожалению, она не опубликована, и мы имеем лишь представление о взглядах ее автора на построение системы жизненных форм по тезисам доклада (Окснер, 1971). Как и большинство упомянутых выше лихенологов, Окснер не разделяет понятия «жизненная форма» и «форма роста» лишайников. Система жизненных форм, по его мнению, должна базироваться как на внешнеморфологических признаках, так и анатомических, при этом необходимо учитывать биологические и экологические особенности лишайников.

Принципы Окснера были использованы одним из авторов данной работы при характеристике жизненных форм лишайников Антарктиды (Голубкова, 1974), разработке системы жизненных форм лишайников Восточного Памира (Голубкова, 1975), где впервые у накипных лишайников было выделено несколько жизненных форм. Этот опыт, а также обобщение новейших исследований по анатомии и морфологии слоевищ лишайников, способам их прикрепления к субстрату привели к классификации жизненных форм лишайников Монголии (Голубкова, 1983). Эта в оригинале текстовая система сведена здесь на уровне групп (еще имеются подгруппы) в табл. 1, в которой мы сочли целесообразным привести и латинские буквенные обозначения единиц системы, что, вероятно, облегчит унификацию ее использования.

Как и многие вышеназванные лихенологи, понятия «жизненная форма» и «форма роста» лишайников мы отождествляем и вслед за И. Г. Серебряковым (1962) под жизненной формой понимаем своеобразный облик (габитус) определенной группы растений, возникший в их онтогенезе в определенных условиях среды; при этом габитус исторически формируется как выражение приспособления растений к этим условиям. Все это, видимо, и дало основание А. П. Шенникову (1964) объединять в одну жизненную форму виды растений, сходные по форме и способу приспособления к среде. Адаптация растений к среде проявляется не только в особенностях физиологических процессов и анатомической структуры их органов (Kershaw, 1985), но и во внешнеморфологических признаках, определяющих облик растения. И если в экологии растений жизненные формы рассматриваются как категории морфологические, то и характеризовать их следует в первую очередь признаками морфологическими. Положение это еще в большей степени относится к лишайникам. Их различные экологические типы (ксерофиты, гигрофиты, эпифиты, эпилиты и др.) обычно определяются условиями местообитания растения, а не его морфолого-анатомическими или эколого-физиологическими особенностями. Так, будучи пойкилофитами, лишайники не имеют специальных структур, играющих существенную роль в защите от испарения (Блюм, 1965а, б). Обычно содержание воды в их слоевищах очень лабильно и довольно тесно коррелирует с содержанием влаги в воздухе (Blum, 1973; Бязров, 1978). Поэтому ксеротическая адаптация лишайников, видимо, является сложной молекулярно-биологической проблемой (Блюм, 1971).

Своеобразие лишайников как организмов определяется их дуалистической природой. Разнообразная форма слоевищ лишайников обусловлена эволюцией грибного компонента. Водорослевый же компонент, стимулируя эволюцию микобионта, сам не эволюционирует или развивается в пределах основных типов, характерных для свободноживущих водорослей. Это дает основание полагать, что жизненные формы лишайников близки к жизненным формам грибов. Однако, несмотря на тесные генетические связи лишайников с грибами, жизненные формы лишайников проявляют признаки, сближающие их с таковыми цветковых растений и отличающие их от жизненных форм грибов. Как отмечал А. А. Еленкин (1975), наиболее существенным отличием лишайников от грибов является строение их вегетативного тела, которое в противоположность грибнице грибов развивается и полностью живет в воздушной среде. Как и цветковые, лишайники — автотрофные растения, у тех и других особенности жизненных форм проявляются в строении вегетативных органов, тогда как у грибов диагностическими признаками жизненных форм выступают главным образом особенности строения плодовых тел (Пармасто, 1965, 1968; Бондарцева, 1974; Васильков, 1974). Кроме того, эволюционно-жизненные формы и систематические категории грибов связаны между собой теснее, чем у цветковых растений (Пармасто, 1968). У лишайников же, как и у цветковых, связь эта менее тесная, чем у грибов. А. Л. Тахтаджян (1954), рассматривая формы приспособительной эволюции, показал, что в разных группах покрытосеменных пути и направления адаптивной иррадиации во многом сходны, что определяется сходством основных типов среды обитания. В результате приспособления к типичным и относительно постоянным условиям существования в разных линиях эволюции покрытосеменных возникали сходные жизненные формы. Аналогичный параллелизм можно наблюдать и в различных филогенетических рядах лишайников. Примером такой адаптивной эволюции может служить умбиликатная форма, присущая разным систематическим группам лишайников в различных филогенетических линиях развития этих растений. Представители ее имеют слоевище в виде щитовидной листовидной пластинки, прикрепленной плотно к субстрату лишь в центральной ее части. Эту форму следует отнести к ксеротическим, ибо она развилась в далеких в эволюционном отношении систематических группах лишайников в связи с адаптацией к существованию на каменистом субстрате в сухих условиях полярных, высокогорных и пустынно-степных районов земного шара. Умбиликатная форма слоевища свойственна как некоторым накипным, так и листоватым лишайникам, как пиренокарповым (род *Dermatocarpon*), так и дискокарповым (все представители сем. *Umbilicariaceae*, часть *Aspiciliaceae*: *Aspicilia oxneriana* Blum, *A. caesiascens* Pisut; *Lecanoraceae* — род *Rhizoplaca*; *Acarosporaceae* — род *Glypholecia*). Параллелизм в развитии форм роста у представителей разных линий эволюции лишайников неоднократно подчеркивался Еленкиным (1927, 1929а—в, 1930), который наглядно показал, что в каждом из пяти основных филогенетических рядов лишайников можно проследить параллелизм в развитии слоевища — от накипного через листоватое к кустистому.

Нередко эволюция филогенетических таксонов и жизненных форм совпадает (Drude, 1913; Пармасто, 1968). Рассматривая жизненные формы как экологически сходные группы растений главнейших филогенетических рядов растительного мира, O. Drude подчеркивал необходимость выделения параллельных жизненных форм по систематическим группам, так как приспособительные признаки в каждой из них проявляются специфично, несмотря на сходное воздействие внешних условий. Примером параллелизма жизненных форм у лишайников может служить эволюция форм роста у представителей семейств *Lecanoraceae*, *Aspiciliaceae*, *Acarosporaceae*. В принципе каждый вид является своеобразной жизненной формой (Серебряков, 1962). Дивергентно новые жизненные формы возникают в пределах узкой систематической группы, например при дифференциации единого вида на самостоятельные близкородственные, при расширении ареала или освоении новых экологических ниш в пределах ареала. С другой стороны, один и тот же вид в разных условиях может быть представлен различными жизненными формами. Например, известная многим *Cetraria islandica* Ach. (кустистый напочвенный лишайник) в лесном поясе представлена прикрепленной кустистой ризоидальной формой, а в сообществах типчаково-кобрезиевых пустошей высокогорного пояса Хангая также и кочующей, неприкрепленной формой. Чаще, однако, приспособление экотипов лишайников к разным условиям местообитания проявляется в анатомическом строении. Например, слоевища эпифита *Parmelia caperata* Ach., обитающего на основаниях стволов деревьев, имеют более толстый коровой слой, чем слоевища в верхних частях стволов; различаются они и по количественным физиологическим показателям (Kershaw, 1985). Подобные примеры можно привести и для других видов, представляющих разные жизненные формы лишайников и различные условия обитания (Vögel, 1955; Kershaw, 1985).

Исходными для развития разных жизненных форм лишайников, видимо, были рыхлые скопления гриба и водорослей, в какой-то мере напоминающие современные лепрозные слоевища. Именно из таких аморфных скоплений в результате исторической выработанности симбиоза и морфогенеза начался активный формообразовательный процесс у лишайников (Трасс, 1977). В эволюции их слоевища решающее значение, видимо, имели выход гриба на дневную поверхность и его переход от гетеротрофного питания к использованию продуктов ассимиляции автотрофной водоросли. Дальнейшая эволюция грибного компонента была направлена на увеличение ассимиляционной поверхности слоевища, улучшение условий освещенности клеток водорослей в слоевище. С этим связано развитие слоевищ лишайников от плагиотропно растущих форм к ортотропным. Характеризуя последние, Окснер (1974) указывал, что у кустистых лишайников путем возможных изгибов веточек в различные стороны достигается положение, при котором водоросли оптимально используют свет для фотосинтеза. При этом отмечалось, что по уровню развития вегетативного тела кустистые лишайники являются высшим этапом эволюции лишайникового слоевища. Еленкин (1975) также утверждал, что на всем протяжении эволюции лишайников — от накипных до листоватых и кустистых форм — красной нитью проходит тенденция к постепенному отрыву лишайников от субстрата, т. е. к уменьшению точек соприкосновения их с последним и даже полной от него независимости (так называемые кочующие лишайники). Наметив основной путь развития слоевищ, Еленкин, однако, по нашему мнению, преувеличил значение процесса «постепенного отрыва лишайников от субстрата». Кочующие лишайники, т. е. не прикрепленные к субстрату формы, видимо, следует рассматривать не как наивысшую стадию развития лишайников, а как особые жизненные формы их, объединяющие как низкоорганизованные накипные, так и листоватые и кустистые виды, приуроченные к открытым обширным пространствам степей, высокогорий, арктических тундр.

Сказанное позволяет полагать, что ведущим процессом, определяющим цепь бесконечных преобразований жизненных форм лишайников, является борьба за свет. У сосудистых растений таким основным стимулом называют борьбу за влагу (Серебряков, 1962), у грибов — за субстрат или хозяина (Пармасто, 1968). Естественно, жизненные формы лишайников не рассматриваются здесь как приспособление лишь к одному, хотя и ведущему, фактору среды. Исторически они возникли как результаты адаптации к наиболее полному использованию всего комплекса условий местообитания. Однако особенности лишайников как организмов (дуалистическая природа, независимость питания от субстрата, способность поглощать воду в парообразном состоянии, устойчивость к воздействию высоких и низких температур, медленный рост и др.) дают основание для предположения, что в сравнении с другими растениями и грибами у лишайников более отчетливо проявляются приспособления к оптимальному использованию солнечного света, влияющие на формирование их жизненных форм.

Общее направление эволюции основных морфотипов лишайников шло по пути развития от плагиотропных к ортотропным, которое схематически можно показать следующим образом: накипные → чешуйчатые → листоватые → кустистые (Голубкова, 1983). Переход от плагиотропных к ортотропным сопровождается изменением комплекса признаков в строении слоевищ — типа роста, анатомического строения и прежде всего изменением расположения в слоевище водорослевого слоя, появлением покровных и механических структур, изменением характера прикрепления слоевища к субстрату, развитием особых органов прикрепления. Эти и другие признаки легли в основу классификации жизненных форм лишайников Монголии (табл. 1). При этом мы сознательно не ориентировались на сравнительно многочисленные исследования разных авторов по физиологической экологии лишайников, обобщенные Kershaw (1985), ибо результаты этих работ в их нынешнем виде, когда изучается в основном реакция лишайников к крайним, с точки зрения человека, условиям существования, по нашему мнению, можно использовать пока лишь для более полной экологической характеристики отдельных видов, но не для построения системы жизненных форм лишайников.

Анализу жизненных форм придается большое значение в экологических исследованиях. Шенников (1964) считал жизненную форму систематической единицей в экологии растений, аналогичную систематическим единицам во флористике. Чем разнообразнее спектр жизненных форм изучаемой территории или характеризуемого сообщества, тем неоднороднее здесь условия существования, тем сложнее история формирования сообщества. Представление о жизненных формах широко используется при выявлении структуры ценозов, которая считается их важным признаком (Сукачев, 1964; Дылис, 1969; Трасс, 1970; Работнов, 1983; Норин, 1987). Обзор многочисленных трактовок структуры сообществ позволил В. В. Мазингу (1973) выделить среди них 3 варианта: 1) как синоним состава, т. е. видового, популяционного, ценотического, биоморфического составов; 2) как синоним строения, т. е. пространственного расчленения составляющих ценоз элементов; 3) как совокупность связей, как систему взаимоотношений между элементами сообществ. Однако, как справедливо отметил Мазинг, противопоставлять эти 3 аспекта не следует, ибо структура сообщества как общее понятие включает и состав слагающих его элементов, и их взаимное расположение, и различные взаимоотношения между ними.

При анализе структуры фитоценозов обычно выделяют ярусы, микрогруппировки, синузии, ценоячейки, ценомы и другие (Трасс, 1970; Норин, 1987), а при характеристике биогеоценозов наряду с основными его компонентами (почва, растительность, животные, вода, воздух) рассматривают парцеллы, биогеоценотические горизонты и другие (Дылис, 1969). В. Н. Сукачев (1964) писал и о биогеоценотических синузиях как структурных частях биогеоценозов. Как примеры таких элементов он назвал упомянутые парцеллы, биогеоценотические горизонты, а также опавший лист со всей микрофлорой, растительность эпифитных лишайников на стволах деревьев со своей средой.

И в фитоценологии, и в биогеоценологии термином «синузия» обозначают внеранговые гомогенные по составу и структурно обособленные группировки в пределах сообществ. При этом не вполне ясно, каждая ли конкретная группировка в пределах ценоза считается синузией или под ней подразумевается совокупность сходных группировок. Отсутствует и четкое понимание соотношения между названными выше (и не названными) структурными элементами различного объема, т. е. их иерархии. Один из авторов данной статьи (Бязров, 1971, 1975), рассматривая место формируемых лишайниками группировок в системе структурных элементов биогеоценоза, базируясь на представлениях Ю. П. Бялловича (1960), В. Н. Сукачева (1964) и Н. В. Дылиса (1969), предложил следующую иерархическую систему биогеоценотических синузий разного ранга: парцелла — элемент горизонтального расчленения биогеоценоза на всю его вертикальную толщу; биогеоценотический горизонт — элемент вертикального расчленения парцелл; эндостратосинузия — естественно обособленная и биогеоценотически нерасчленимая структурная часть биогеогоризонта. При этом всем названным структурным подразделениям разного ранга придавалось типологическое значение. Элементарные по объему лишайниковые группировки, далее называемые лихеносинузиями, соответствуют эндостратосинузиям. Здесь уместно подчеркнуть, что синузии мы понимаем лишь как внутриценотические категории. Соответственно нами не используются такие единицы типологии синузий, как социететы, унионы и другие, рекомендуемые сторонниками метода синузий в геоботанике (Du Rietz, 1965; Трасс, 1970), ибо тогда неизбежно признание в качестве основной единицы сообщества не типа ценоза, а типа синузии. Конечно, синузии в ценозе в той или иной степени автономны, так как они приспособлены друг к другу не абсолютно и каждая соседняя синузия по отношению к данной является внешней. В то же время, как показал Н. А. Миняев (1963) для фитоценозов, синузия не выражает индивидуальности, независимости данной растительной группировки от других, что присуще ассоциации, а в своем развитии она зависит от среды, созданной другими синузиями. Это еще более очевидно, если фитоценоз рассматривать как компонент биогеоценоза.

Как уже указывалось, основатель биогеоценологии Сукачев (1964) в контексте общих рассуждений в качестве примера биогеоценотической синузии упомянул и растительность лишайников со своей средой. Более определенно и конкретно вопрос о лишайниковых группировках как элементах структуры биогеоценоза поставил Х. Х. Трасс (1965). Он же обратил внимание на специфические особенности лишайниковых группировок, позволяющие рассматривать их как особый тип синузий (Трасс, 1966). Идеи эти были восприняты многими специалистами, и ныне практически каждое крупное исследование лихенофлоры содержит раздел о лихеносинузиях. Однако трактовка их весьма широка — под лихеносинузией понимается и совокупность всех видов лишайников, встречающихся в сообществе (Андреева, 1961), и лишайники, развивающиеся на одном субстрате в сообществе (Рябкова, 1965), и совокупность лишайников одного яруса на однородном субстрате в пределах сообщества (Седельникова, 1987), и совокупность конкретных лишайниковых группировок, пространственно обособленных в пределах участков одного типа сообщества, развивающихся в однородных условиях среды (субстрат и другие факторы) и сходных по видовому составу и жизненным формам лишайников (Бязров, 1988). К сожалению, очень редко публикуются списки видов, формирующих выявленные лихеносинузии, чтобы можно было понять принципы их выделения. Иногда, правда, и списки имеются, и количественные показатели участия видов есть (Антонова, 1980), но чем одна лихеносинузия отличается от другой — остается загадкой.

Подобное разнообразие трактовок объема лихеносинузии частично можно объяснить тем, что и в фитоценологии, и в биогеоценологии, куда перекочевал термин «синузия», нет единого представления о внутриценотических подразделениях. Известно, что это понятие впервые использовал в своих лекциях Рюбель (Работнов, 1983), однако в научной литературе приоритет принадлежит H. Gams (1918), который различал синузии трех порядков: 1) совокупность особей одного вида в сообществе; 2) совокупность особей разных видов, но одной жизненной формы; 3) совокупность в сообществе особей разных жизненных форм. Предложенные три категории синузий фактически включают все внутриценотические подразделения. Однако большинство отечественных исследователей понимают синузию в объеме синузии 2-го порядка Gams (Дохман, 1963; Трасс, 1970; Работнов, 1983; Норин, 1987). Структурные части сообществ, соответствующие синузиям 1-го порядка, приравнивают к ценотическим популяциям в смысле Е. М. Лавренко (1959), а синузии 3-го порядка называют микрогруппировками (Трасс, 1970). Мы полагаем, что при классификации синузий необходимо исходить из факта, что синузия — тип реально существующих в сообществе группировок, поэтому, видимо, целесообразно считать все пространственно обособленные структурные части ценозов синузиями разного ранга, пример иерархии которых в биогеоценозе был приведен выше. Такой подход близок представлениям Gams, если к ним добавить признак пространственной обособленности. На важность последнего указывали В. В. Петровский (1960, 1961), В. Н. Сукачев (Сукачев, Зонн, 1961), X. X. Трасс (1970). Из факта пространственной обособленности синузий вытекает возможность одного и того же вида участвовать в формировании разных синузий ценоза, что было показано Т. А. Работновым (1950), впоследствии подвергшимся за это несправедливой критике со стороны Г. И. Дохман (1963), подразумевавшей под синузией, вслед за В. В. Алехиным (1951), группы растений, не существующих как конкретная группировка, а объединяемых исследователем по высоте (ярус), циклу развития (аспект) и т. д. В этой связи представляется неправомерным отождествление синузии 1-го порядка Gams и ценотической популяции (Работнов, 1985), ибо популяция в ценозе, как правило, существует не как конкретная группировка, а как совокупность особей, так или иначе размещенных на участках сообщества. Аналогично и группы видов в сообществе, обладающие сходными функциями и экологическими нишами одного размера, называемые гильдиями (Одум, 1986), не представляют в ценозе реальных конкретных пространственно обособленных группировок, что не позволяет нам отождествлять гильдии и синузии.

Таким образом, классическое понимание синузии, предложенное Gams, которого в той или иной степени придерживаются многие исследователи, базируется на представлениях о жизненной форме растений. Мы полагаем, что и лихеносинузии также должны выделяться как объединение конкретных пространственно обособленных в пределах участков одного типа сообщества лишайниковых группировок, развивающихся в однородных условиях среды и сходных по видовому составу и жизненным формам лишайников. Разработанная Н. С. Голубковой (1983) система жизненных форм лишайников Монголии была использована при характеристике лихеносинузий сухих степей Восточного Хангая (Бязров, 1988). Ниже на примере анализа напочвенных лишайниковых группировок в сообществе разнотравно-мелкодерновиннозлаково-крыловскоковыльной степи с ковылем байкальским (табл. 2) показаны приемы выделения лихеносинузий, что, возможно, будет полезно для специалистов и послужит иллюстрацией к изложенным представлениям о лихеносинузиях.

ТАБЛИЦА 2

Покрытие (%) лишайников в напочвенных лихеносинузиях разнотравно-мелкодерновинно-злаково-крыловскоковыльной степи с ковылем байкальским

Вид	Жизненная форма *	Лихеносинузия **				
		1	2	3	4	5
Parmelia vagans	Lsl	0.2—12.0	0.5—3.0	0.7	0.25—0.5	—
Cladonia chlorophaea	Sc	—	0.25—0.75	—	—	—
Collema minor	Sl	—	—	0.25	—	—
Heppia lutosa	Sq	—	—	—	0.5	0.1—0.5
Число видов	4	1	2	2	2	1
Встречаемость (%)		40	4	1	5	3

* Обозначения аналогичны обозначениям групп жизненных форм табл. 1.
** Названия лихеносинузий даны в тексте.

Материал был собран летом 1971 г. в восточной части Хангайского нагорья (госхоз Тэвшрулэх Архангайского аймака, МНР) в степном поясе на абсолютной высоте 1600—1650 м. Подробная характеристика природных условий региона и анализируемого сообщества содержится в книгах «Горная лесостепь Восточного Хангая» (1983) и «Степи Восточного Хангая» (1986).[1] Укажем лишь, что почва здесь темно-каштановая мучнисто-карбонатная легкосуглинистая, щебнистая. Общее проективное покрытие растительности составляет 45—65 %, причем на злаки приходится 25—35 %. Сообщество характеризуется как горизонтально пестрое из-за разной степени щебнистости, ему свойственны черты первых стадий пастбищной деградации, здесь активно проявляется деятельность землероев (Степи. . ., 1986 : 66).

Для выявления лишайниковых синузий сообщества на почве было заложено 100 учетных площадок размером 0.5×0.5 м^2. На этих площадках отмечали присутствие видов лишайников и покрытие (%) ими поверхности субстрата. После идентификации лишайников была проведена сортировка учетных площадок по сходству видового состава и жизненных форм лишайников. Присутствие лишайников отмечено на 53 площадках, из которых на 40 встречены слоевища только *Parmelia vagans* Nyl. Все эти 40 площадок, каждая из которых рассматривалась как конкретная лишайниковая группировка, были объединены в лихеносинузию 1 Parmelia vagans (табл. 2). Спектр жизненных форм (СЖФ) — 100 Lsl. На 4 площадках *P. vagans* отмечена вместе с *Cladonia chlorophaea* (Flk.) Spreng., представляющей жизненную форму шило- или сцифовидных плагио-ортотропных лишайников. Площадки с *P. vagans* и *C. chlorophaea* отнесены к лихеносинузии 2 Parmelia vagans—Cladonia chlorophaea. СЖФ — 50 Lsl 50 Sc. На одной площадке пармелия кочующая отмечена вместе с *Collema minor* (Pakh.) Tomin из группы листоватых рассеченнолопастных ризоидальных жизненных форм. Эту площадку мы вычленили как фрагмент лихеносинузии 3 Parmelia vagans—Collema minor. СЖФ — 50 Lsl 50 Sl. На 5 площадках вместе с *P. vagans* встречена *Heppia lutosa* (Ach.) Nyl. — представитель группы чешуйчатых накипных жизненных форм. Они образовали лихеносинузию 4 Parmelia vagans—Heppia lutosa. СЖФ — 50 Lsl 50 Sq. Наконец, на 3 площадках, кроме *H. lutosa*, других лишайников не было, что дало основание выделить самостоятельную лихеносинузию 5 Heppia lutosa. СЖФ — 100 Sq. Таким образом, встреченные на участках сообщества 4 вида напочвенных лишайников, представляющих разные жизненные формы, сформировали на почве 5 лихеносинузий. По ассоциированию видов и жизненных форм, используя терминологию В. В. Петровского (1960), на почве встречены лихеносинузии грегационного (1, 5), миксгрегационного (3, 4) и конгрегационного (2) типов при явном преобладании первого (встречаемость 43 %). Широкое развитие здесь свободноживущей *P. vagans* свидетельствует о продолжительном развитии территории как открытого разреженного сухого степного ландшафта. Выделенные лихеносинузии отличаются друг от друга физиономически и экологически (*Cladonia chlorophaea* приурочена к участкам с крупными дернинами злаков).

---

[1] Авторы ряда разделов книги «Степи Восточного Хангая» (1986) довольно произвольно использовали предоставленные Л. Г. Бязровым материалы о лихеносинузиях степей региона. Во всяком случае, их нельзя было истолковывать в том смысле, что напочвенные лишайники сообщества образуют только одну лихеносинузию (исключая случаи, когда в сообществе действительно была обнаружена всего лишь одна лихеносинузия). Вовсе не упомянуты лихеносинузии каменистого субстрата, хотя в табл. 83 названной монографии (с. 165) эпилитные лишайники вошли в показатель видового богатства сообществ.

Подобный способ выявления лихеносинузий использовался и при анализе эпилитных и эпифитных группировок лишайников (Бязров, 1988). Только в сообществах, где лишайники представлены на нескольких субстратах, на первом этапе проводится сортировка описаний по субстратам (почва, камни, мхи, кора, древесина и т. д.), чем достигается некоторая степень однородности условий среды, а затем внутри таких групп описаний — по сходству видового состава и жизненных форм лишайников.

В заключение мы хотим подчеркнуть, что лишайники, как и представители других таксономических групп растительного царства, являются частью биогеоценоза и фитоценоза как компонента первого. Поэтому общая методология анализа сообществ, исторически разработанная на основе изучения ценозов сосудистых растений, должна быть распространена и на слоевищные растения. При этом необходимо учитывать, что и они в сообществах представлены морфологически и экологически неоднородными группами организмов. Полагаем, что показанное здесь разнообразие жизненных форм лишайников и типов ассоциирования их, обусловливающее формирование в сообществах комплексов лихеносинузий различной сложности, дает основание для такого вывода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах. М.: Сов. наука, 1951. 512 с. — *Андреева Е. И.* Лишайники боялычевой и биюргуновой формаций пустыни Бетпак-Дала // Материалы Казахстан. конф. по пробл. «Биологические комплексы районов нового освоения». Л.: Наука, 1961. С. 195—200. — *Антонова И. М.* Характерные эпилитные лишайниковые синузии Вудъяврчорр (Хибины) // Биолого-флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты: Изд-во Кольского фил. АН СССР, 1980. С. 87—95. — *Блюм О. Б.* Водный режим мезо- и ксеротических групп лишайников как индикатор их экологических особенностей: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1965а. 22 с. — *Блюм О. Б.* Скорость расходования водных запасов лишайниками // Укр. ботан. журн.

1965б. Т. 22, № 2. С. 26. — *Блюм О. Б.* О ксеротизме лишайников // Материалы I конф. по споровым растениям Украины. Киев: Изд-во АН УССР, 1971. С. 268—269. — *Бондарцева М. А.* Жизненные формы базидиальных макромицетов // Нов. сист. низш. раст. 1974. Т. 11. С. 29—40. — *Бязров Л. Г.* Группировки эпифитных лишайников как структурные элементы лесных биогеоценозов // Материалы VI симпоз. микологов и лихенологов Прибалт. респ. Рига: Изд-во АН ЛатвССР, 1971. С. 5—7. — *Бязров Л. Г.* Группировки лишайников как структурные элементы биогеоценозов (экосистем) // Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. Л.: Наука, 1975. С. 73. — *Бязров Л. Г.* О водном режиме лишайников горной лесостепи Восточного Хангая // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука, 1978. С. 119—123. — *Бязров Л. Г.* Лишайники в сухих степях Восточного Хангая // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, № 6. С. 66—80. — *Бяллович Ю. П.* Биогеоценотические горизонты // Тр. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 3. С. 43—60. — *Васильков Б. П.* Жизненные формы грибов-макромицетов // Нов. сист. низш. раст. 1974. Т. 11. С. 40—54. — *Голубкова Н. С.* Жизненные формы лишайников Антарктиды // Нов. сист. низш. раст. 1974. Т. 11. С. 55—75. — *Голубкова Н. С.* Лишайники Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. 1975. Т. 12. С. 250—263. — *Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Горная* лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия (сомон Тэвшрулэх). М.: Наука, 1983. 190 с. — *Дохман Г. И.* Синузиальное сложение фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68, № 3. С. 110—118. — *Дылис Н. В.* Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с. — *Еленкин А. А.* О принципах классификации лишайников // Журн. Русск. ботан. о-ва. (1926) 1927. Т. 11, № 3—4. С. 245—272. — *Еленкин А. А.* Фактическое обоснование комбинативной системы лишайников // Журн. Русск. ботан. о-ва. 1929а. Т. 14, № 2. С. 133—164. — *Еленкин А. А.* О теоретических принципах детализации основных родов комбинативной системы лишайников // Изв. ГБС СССР. 1929б. Т. 28, № 3—4. С. 265—305. — *Еленкин А. А.* О некоторых теоретических следствиях комбинативного принципа в системе лишайников // Изв. ГБС СССР. 1929в. Т. 28, № 5—6. С. 428—445. — *Еленкин А. А.* О взаимоотношениях генеалогической и комбинативной систем на основе классификации лишайников // Журн. Русск. ботан. о-ва. (1929) 1930. Т. 14, № 3. С. 233—254. — *Еленкин А. А.* Понятие лишайник и лишайниковый симбиоз // Нов. сист. низш. раст. 1975. Т. 12. С. 1—81. — *Лавренко Е. М.* Основные закономерности растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 13—75. — *Мазинг В. В.* Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 148—157. — *Миняев Н. А.* Структура растительных ассоциаций. М.; Л.: Наука, 1963. 262 с. — *Норин Б. Н.* Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 10. С. 1297—1309. — *Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с. — *Окснер А. Н.* Жизненные формы лишайников // Материалы I конф. по споровым растениям Украины. Киев: Изд-во АН УССР, 1971. С. 22—24. — *Окснер А. Н.* Определитель лишайников СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 2. 283 с. — *Пармасто Э.* Жизненные формы высших базидиальных грибов // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту: Изд-во Тарт. ун-та, 1965. С. 64—68. — *Пармасто Э.* Конспект системы кортициевых грибов. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1968. 262 с. — *Петровский В. В.* О структурных элементах фитоценозов // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 3. С. 382—393. — *Петровский В. В.* Синузии как форма совместного существования растений // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 11. С. 1615—1626. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 1. С. 465—483. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с. — *Работнов Т. А.* О структурных элементах фитоценозов и фитоценотических популяциях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, № 1. С. 103—107. — *Рябкова К. А.* Основные эпифитные лишайники горного узла Денежкин Камень (Урал) // Нов. сист. низш. раст. 1965. Т. 2. С. 207—217. — *Седельникова Н. В.* Лишайники горно-степных фитоценозов Алтая // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 626—632. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосемянных и хвойных. М.: Наука, 1962. 378 с. — *Степи* Восточного Хангая. М.: Наука, 1986. 182 с. — *Сукачев В. Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 5—49. — *Сукачев В. Н., Зонн С. В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с. — *Тахтаджян А. Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 215 с. — *Трасс Х. Х.* Лишайниковые синузии как компонент биогеоценозов (экосистем) // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту: Изд-во Тарт. ун-та, 1965. С. 207—211. — *Трасс Х. Х.* Некоторые вопросы фитоценологического изучения лишайников // Учен. зап. Латв. ун-та. 1966. Т. 74. С. 122—133. — *Трасс Х. Х.* Ценоэлементы в растительных сообществах // Тр. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 38. С. 184—193. — *Трасс Х. Х.* Происхождение лишайников и их место в системе растительного мира // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. С. 455—465. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с. — *Barkman J. J.* Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: van Gorcum, 1958. 628 p. — *Blum O.* Water relation // Lichens. New York; London: Acad. Press, 1973. P. 381—400. — *Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Wien, 1951. 631 S. — *Drude O.* Die Ökologie der Pflanzen. Braunschweig, 1913. 303 S. — *Du Rietz G. E.* Biozoenosen und Synusien in der Pflanzensoziologie // Biosoziologie. Haag. 1965. S. 23—39. — *Frey E.* Die Berücksichtigung der Lichenes in der soziologischen Pflanzengeographie, speziel in den

Alpen // Veröff. Geobot. Inst. Rübel. 1924. S. 303—320. — *Gams H.* Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie // Viertel-jahrs. Naturforsch. Ges. Zürich. 1918. Bd 63, N 3. S. 293—493. — *Hilitzer A.* Etude sur la végétation epiphyte de la Boheme // Publ. Fac. Sci. Univ. Charles, Fragm. 1925. Vol. 41. P. 1—202. — *Kershaw K. A.* Physiological ecology of lichens. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1985. 293 p. — *Klement O.* Prodromus de mitteleuropäischen Flechtengesellschaften // Fedd. Rep. Beih. 1955. Bd 135. S. 5—194. — *Mattick F.* Wuchs- und Lebensformen, Bestand- und Gesellschaftsbildung der Flechten // Bot. Jahrb. 1951. Bd 75, N 3. S. 378—424. — *Ochsner F.* Studien über Epiphytenvegetation der Schweiz // Jahrb. St. Gall. Naturwiss. Ges. 1928. Bd 63, N 2. S. 1—106. — *Omura M.* Life-forms of epiphytic lichens // Bot. Mag. Tokyo. 1950. Vol. 63, N 1. P. 43—51. — *Schulz E.* Die Flechtenvegetation der Mark Brandenburg. Berlin, 1931. 192 S. — *Tomaselli R.* Licheni epifiti degli olivi della zona di Montpellier // Atti Ist. Bot. Univ. Pavia. 1949. Vol. 6. P. 111—128. — *Vögel S.* Niedere «Fensterpflanzen» in der südafrikanischen Wüste. Eine ökologische Schilderung // Beitr. Biol. Pflanzen. 1955. Bd 31, N 1. S. 45—135.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт эволюционной морфологии
и экологии животных АН СССР,
Москва.

Получено 26 V 1988.

SUMMARY

Lichen life forms comprise plants of different taxonomical groups which are similar in habit, ways of fastening to substrate, and which reflect the adaptation of organisms to the environmental conditions. The diversity of thallus forms in lichens it determined by the fungus component. At the same time lichens bear many features in common with flowering plants. The classic interpretation of synusia as intracoenotic group is based on the concept of plant life forms. Similarly, synusia formed by lichens in communities are also considered as the association of concrete spatially isolated lichen groups, which develop in the community under uniform environmental conditions and which are similar in species composition and life forms of lichens.

УДК 582.33(571.121)

А. Д. Потёмкин

ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ АРКТИЧЕСКИХ ТУНДР ЯМАЛА

A. D. POTYOMKIN. LIVERWORTS OF THE YAMAL ARCTIC TUNDRAS

Приводится аннотированный список печеночных мхов арктических тундр Ямала (62 вида). 21 вид впервые отмечается для полуострова, в том числе *Lophozia rubrigemma* — впервые для Евразии. Находки *Calycularia laxa* — самые северные в мире и самые западные для Сибири, *Marsupella sprucei* — самые северные для СССР. В сложении растительного покрова данной подзоны наиболее значима роль видов с гипоарктогорным, арктоальпийским, арктическим и гипоарктическим распространением. Отмечается значительная общность локальных флор печеночных мхов верховьев р. Тамбей, среднего течения р. Хабейяха и о-ва Белый.

Настоящая статья является продолжением серии публикаций по печеночным мхам п-ова Ямал. Первые две работы были посвящены печеночникам типичных тундр полуострова (Жукова, Ребристая, 1986; Грибова, Потемкин, 1988), данная — печеночным мхам арктических тундр, печатные сведения о которых до сих пор отсутствовали.

Материалом для работы явились геоботанические сборы отряда Полярной экспедиции под руководством О. В. Ребристой, проведенные главным образом в полевые сезоны 1979 и 1981 гг. Обработано более 1.5 тыс. образцов. Материал собирали при геоботанических описаниях всех основных типов местообитаний двух районов, расположенных в верховьях р. Тамбей (71°45′ с. ш. 70°30′ в. д.) и в среднем течении р. Хабейяха (72°25′ с. ш. 72°10′ в. д.). Кроме того, 100 образцов обработано из района р. Харасавэй (71°10′ с. ш. 67°05′ в. д.) и 30 — из района р. Тирвыяха (71°35′ с. ш. 71°30′ в. д.).

Представление о климате арктических тундр Ямала можно составить по данным метеостанции Тамбей (Орлова, 1962). Средняя годовая температура данного района — —10.3 °С. Средняя температура самого теплого месяца (августа) — 6.8°; самого холодного (февраля) — —24.2°. Безморозный период длится в среднем 51 день. За год в районе 261 день со снежным покровом, 53 дня с сильным ветром, 82 дня с туманом. Среднее годовое количество осадков — 228 мм, причем наибольшее количество (57 мм) выпадает в августе, преимущественно в виде дождя. Количество осадков в остальные месяцы составляет 13—20 мм. Благодаря малому количеству зимних осадков и уплотнению снега ветром высота снежного покрова не превышает 20—30 см.

Район исследований представляет собой слабовсхолмленную равнину с многочисленными речными долинами. В растительном покрове преобладают осоковые ракомитриево-лишайниковые и ивнячково-осоковые лишайниковые пятнистые тундры на плоских песчаных водоразделах. На суглинках распространены полигональные моховые тундры. Склоны неглубоких распадин и лощин заняты разнотравными тундрами и нивальными группировками у подножья. Пологие склоны долин речек и шлейфы склонов заняты нивальными ивнячково-дикрановыми тундрами. Характерно большое количество эродированных участков: открытых песков, песков разных стадий зарастания, участков с эоловыми формами нанорельефа.

Наибольшее видовое разнообразие печеночных мхов наблюдалось в осоково-лишайниковых тундрах в районе р. Тамбей, в плоскополигональных комплексах и на разнотравных нивальных склонах в районе р. Хабейяха.

Печеночные мхи арктических тундр Ямала произрастают в моховых и лишайниково-моховых дернинах (Д), среди лишайников различных форм роста (Л), а также могут образовывать самостоятельные покрытия в виде корок (К), реже в виде Д. Наиболее мягкие условия для роста и развития печеночников создаются в Д и под слоевищами крупных листоватых лишайников, наиболее суровые в К. В связи с этим у различных видов печеночных мхов прослеживается определенная приуроченность к Д, Л или К, что отражается в обилии особей вида в них и обозначается в дальнейшем следующим образом: отдельные (отд.) стебли, пучки, пятна. Под пятнами понимаем группы растений, легко заметные в образце невооруженным глазом ($S \geqslant 0.5$ см^2) и по числу растений никак не укладывающиеся в понятие «пучок». Вышеперечисленные характеристики приводятся в аннотированном списке в порядке уменьшения частоты их встречаемости в образцах.

Аннотированный список включает 66 видовых и внутривидовых таксонов, относящихся, согласно системе K. Müller (1951) с некоторыми изменениями современных авторов, к 1 порядку *Jungermanniales*, 2 подпорядкам, 13 семействам, 28 родам. Виды в родах расположены в алфавитном порядке. Ранее не указанные для Ямала видовые и внутривидовые таксоны отмечены звездочкой.

Сем. *Aneuraceae*

1. *Aneura pinguis* (L.) Dum. Отмечен 1 раз. Хабейяха, на заросшем оползневом глинистом склоне в ивнячково-злаковой тундре. К, Л, отд. слоевища, мелкие пятна.

Сем. *Allisoniaceae*

*2. *Calycularia laxa* Lindb. et H. Arnell. Отмечен 15 раз. Тамбей, Хабейяха, в различных типах лишайниковых тундр, на нивальных склонах, в осоково-моховых болотах, на шлейфе склона. Д, К, Л, отд. слоевища, редко небольшие группы растений. Большинство встреченных растений фертильны. Отмечены ♂ и ♀ слоевища. Данное указание, по нашим сведениям, — самое западное для Сибири и самое северное в мире. Предыдущее наиболее северное нахождение было на Арктической Аляске (Barrow, 71°20′ с. ш.) (Steere, Inoue, 1978).

Сем. *Ptilidiaceae*

3. *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe. Отмечен 80 раз. Тамбей, Хабейяха, Харасавэй, Тирвыяха, повсеместно. Л, Д, отд. стебли, пучки.

Сем. *Blepharostomaceae*

4. *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete* Bryhn et Kaal. Отмечен 75 раз. Тамбей, Хабейяха, Харасавэй, Тирвыяха, повсеместно, Д, Л, К, пучки, отд. стебли, редко пятна.

5. *Lophochaete fryei* Schust. Отмечен 3 раза. Тамбей, в мелкокочковатом осоково-сфагновом болоте и в разнотравно-луговой нивальной группировке на крутом склоне. Л, отд. стебли, Д, отд. стебли, пучки.

Редкий вид. Ранее отмечался для Ямала (Ладыженская, 1971; Жукова, Ребристая, 1986). В качестве сопутствующих видов встречены *Ptilidium ciliare*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Orthocaulis binsteadii*, *Sphagnum* sp. и некоторые зеленые мхи.

Сем. *Hygrobiellaceae*

6. *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trev. Отмечен 20 раз. Тамбей, Хабейяха, в разных типах тундр, кроме болот, часто на нивальных склонах. К, Л, отд. стебли, пучки. Изредка с массово-развитыми периантиями и спороношением.

7. *Pleuroclada albescens* (Hook.) Spruce. Отмечен 8 раз. Тамбей, Хабейяха, наиболее часто на разнотравных нивальных склонах, кроме того, — в разнотравно-гилокомиевой и лишайниковой тундрах. Тамбей, К, отд. стебли; Хабейяха, К, отд. стебли, пучки, пятна, Л, отд. стебли.

Сем. *Lophocoleaceae*

*8. *Chiloscyphus fragilis* (A. Roth) Schiffn. Отмечен 10 раз. Тамбей, Хабейяха, Харасавэй, в разнотравных группировках на крутых склонах, в пушицевых тундрах и в осоковом болоте. Д, отд. стебли, пучки, пятна.

Сем. *Lophoziaceae*

9. *Chandonanthus setiformis* (Ehrh.) Lindb. Отмечен 16 раз. Тамбей, наиболее обычен в различных типах лишайниковых тундр, также встречен в разнотравно-луговых нивальных и разнотравных песчаных группировках на крутых склонах. Д, Л, К, отд. стебли, пучки. Хабейяха, в плоскополигональном комплексе на песчаном водоразделе. Д, отд. стебли.

10. *Orthocaulis binsteadii* (Kaal.) Buch. Отмечен 65 раз. Тамбей, Харасавэй, Тирвыяха, повсеместно; Хабейяха, приурочен к более узкому кругу растительных сообществ: в плоскополигональных комплексах, злаково-кустарничковой нивальной тундре, на дикрановом бугре и на шлейфе склона. Д, отд. стебли, пучки, пятна, Л, отд. стебли, пучки, К (очень редко), отд. стебли.

11. *O. kunzeanus* (Hüb.) Buch. Отмечен 11 раз. Редкий для исследованных районов вид, приуроченный к очень немногочисленным типам местообитаний. Тамбей, в комплексе дикрановых и пушицевых тундр на пологом склоне и в разнотравно-луговых нивальных и разнотравных песчаных группировках на крутых склонах. Д, Л, отд. стебли, пучки. Хабейяха, только на дикрановом бугре. Л, отд. стебли. Харасавэй, в осоково-пушицевой полидоминантно-моховой тундре. Д, пучки, пятна.

12. *O. quadrilobus* (Lindb.) Buch. Отмечен 6 раз. Тамбей, на разнотравном луговом склоне, в осоково-лишайниковой тундре. Д, Л, К, отд. стебли, пучки. Хабейяха, на нивальном склоне. Л, отд. стебли.

*f. *glareosa* (Jørg.) Schljak. Отмечена 1 раз. Тамбей, на разнотравном луговом склоне. Д, отд. стебли, пучки. Наблюдалась поразительная конвергенция растений данной формы с *Protolophozia elongata* (Steph.) Schljak. Лишь характер кутикулы и отдельные более крупные амфигастрии позволили четко провести различие.

13. *Barbilophozia hatcheri* (Evans) Loeske. Отмечен 13 раз. Тамбей, во многих типах растительных сообществ. Д, отд. стебли, пучки, пятна, Л, К, отд. стебли, пучки. Часто с выводковыми почками.

*var. *grandiretis* Lammes. Отмечена 1 раз. Тамбей, на разнотравном луговом склоне. Д, Л, пучки.

Побеги имели грязно-зеленовато-бурую окраску и более крупные размеры, чем типичная разновидность. Лишь у отдельных листьев были развиты единичные реснички у основания брюшного края.

14. *Lophozia excisa* (Dicks.) Dum. Отмечен 21 раз. Тамбей, Хабейяха, в различных типах тундр, на болотах. К, Л, Д, отд. стебли, пучки. С выводковыми почками, дважды с периантиями.

Чрезвычайно полиморфный таксон, представленный широким набором модификаций — от mod. laxifolia-leptoderma-viridis-egemmipara, обычной для затененных влажных местообитаний, до mod. densifolia-mesoderma-colorata-gemmipara, характерной для растений, обитающих в К.

15. *L. incisa* (Schrad.) Dum. Отмечен 4 раза. Тамбей, в разнотравно-дикрановой тундре; Хабейяха, на дикрановом бугре, в кустарничково-лишайниково-гимномитриевой полигональной тундре. Д, пятна, пучки, отд. стебли. С выводковыми почками. Отмечены ♂ растения.

16. *L. groenlandica* (Nees) Macoun. Отмечен 16 раз. Тамбей, Хабейяха, Харасавэй. Широко распространенный вид, приуроченный к широкому кругу местообитаний. Отмечен в различных типах лишайниковых тундр, в разнотравных песчаных группировках на крутых склонах, в полигональных и плоскополигональных комплексах, в ивнячково-моховых, дикрановых и гилокомиевых тундрах, на разнотравном нивальном склоне. Тамбей, Харасавэй, Д, отд. стебли, пучки, мелкие пятна; Хабейяха, Д, пучки, отд. стебли, пятна, Л, К, пучки, отд. стебли. Изредка с выводковыми почками.

*17. *L. jurensis* Meyl. Отмечен 3 раза. Тамбей, в осоково-лишайниковой тундре, в комплексе дикрановых и пушицевых тундр на пологом склоне. Под слоевищами крупных листоватых лишайников, в Д, пучки, отд. стебли. Однажды с выводковыми почками.

*18. *L. longidens* (Lindb.) Macoun. Отмечен 6 раз. Тамбей, Хабейяха, в лишайниковой тундре, на нивальном склоне, на шлейфе склона. Среди крупных форм кустистых лишайников, пучки, отд. стебли. С выводковыми почками.

*19. *L. longiflora* (Nees) Schiffn. Отмечен 31 раз. Один из наиболее часто встречаемых видов рода. Тамбей, Хабейяха, Харасавэй, в различных типах тундр, часто в лишайниковых тундрах, плоскополигональных комплексах, в заболоченных тундрах. Д, Л, отд. стебли, пучки, пятна. Изредка с выводковыми почками, с периантиями.

20. *L. major* (C. Jens.) Schljak. Отмечен 13 раз. Тамбей, Хабейяха, Тирвыяха, в различных типах тундр, однажды в мелкокочковатом осоково-сфагновом болоте. Тамбей, Тирвыяха, Д, отд. стебли, пучки; Хабейяха, Л, пучки, отд. стебли, К, отд. стебли. Почти всегда с выводковыми почками.

21. *L. opacifolia* Culm. ex Meyl. Отмечен 20 раз. Тамбей, Хабейяха, Харасавэй, в различных типах тундр. К, Л, Д, отд. стебли, пучки, пятна. Изредка с выводковыми почками, с периантиями.

*22. *L. pellucida* var. *minor* Schust. Отмечена 3 раза. Харасавэй, в осоково-пушицевой полидоминантно-моховой, злаково-осоково-пушицевой и пушицевой с ивой смешанно-моховой тундрах. Д, отд. стебли, под слоевищами листоватых лишайников, пучки.

*23. *L. rubrigemma* Schust. Отмечен 1 раз. Тамбей, в кассиопейной тундре на нивальном склоне в овражек. К, отд. стебли, пучки. С выводковыми почками. Сопутствующие виды: *Anthelia juratzkana*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Sphenolobus minutus*.

До настоящего времени вид был известен только из Гренландии (Schuster, 1969; Schuster, Damsholt, 1974). Первое указание для Евразии.

*24. *L. rufescens* Schljak. Отмечен 1 раз. Тамбей, в осоково-лишайниковой тундре на ровном участке водораздела. К, отд. стебли, пучки. С выводковыми почками. Только mod. densifolia-colorata.

25. *L. savicziae* Schljak. Отмечен 15 раз. Тамбей, Хабейяха, в различных типах тундр, часто в лишайниковых тундрах, изредка в заболоченных местообитаниях. Д, пятна, отд. стебли, Л, К, отд. стебли, пучки, пятна. Изредка с выводковыми почками.

26. *L. sudetica* (Nees) Grolle. Отмечен 15 раз. Тамбей, Хабейяха, на различных типах разнотравных и нивальных склонов, кроме того отмечен в пушицевой кочкарной тундре и в дикрановой тундре с пушицей. Тамбей, К, Л, Д,

отд. стебли, пучки, пятна; Хабейяха, Л, К, отд. стебли, пучки. Обычно с выводковыми почками.

27. *Leiocolea heterocolpos* (Thed.) Buch. Отмечен 1 раз. Хабейяха, в осоково-гилокомиевой тундре на пологом склоне. Д, Л, отд. стебли. С выводковыми почками.

28. *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dum. Отмечен 2 раза. Тамбей, в осоково-лишайниковой тундре на плоском водоразделе. К, пятна, пучки. Массовое развитие периантиев. Только mod. densifolia-colorata.

29. *Sphenolobus minutus* (Schreb.) Berggr. Отмечен 128 раз. Тамбей, Хабейяха, Харасавэй. Наиболее часто встречаемый, повсеместно распространенный вид. В образцах из верховьев р. Тамбей чаще отмечен в К, реже — в Д, Л, в районе р. Хабейяха чаще среди Л, отд. стебли, пучки, пятна. Редко с выводковыми почками и периантиями. Вид сильно варьирует по окраске, густоте облиственности, размерам растений. В крайне неблагоприятных для роста условиях была отмечена mod. parvifolia-colorata, по внешнему облику напоминающая некоторые формы *Cephaloziella arctica.*

var. *grandis* Frye et Clark. Отмечена 5 раз. Тамбей, в гимномитриевой тундре, на разнотравном луговом склоне, в осоково-лишайниковой тундре. Д, К, отд. стебли. Хабейяха, в пятнистой бугорковатой тундре, на нивальном разнотравном склоне. К, отд. стебли, пучки.

30. *S. saxicolus* (Schrad.) Steph. Отмечен 5 раз. Тамбей, в различных типах лишайниковых тундр. Д, пучки, отд. стебли, Л, отд. стебли.

31. *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) Buch. Отмечен 76 раз. Тамбей, Хабейяха, Харасавэй, Тирвыяха, почти повсеместно. Д, Л, К, отд. стебли, пучки, очень редко пятна. В зависимости от условий роста вид очень сильно варьирует по размерам (от нескольких мм (f. *gracilis* (C. Jens.) Schust.) до нескольких см), окраске, густоте облиственности, отогнутости краев вырезок листа, характеру угловых утолщений (mod. mesoderma—mod. pachyderma) и т. п.

*f. *gracilis* (C. Jens.) Schust. Неоднократно отмечена в неблагоприятных для роста условиях. К, Л, отд. стебли, пучки.

*32. *T. scitula* (Tayl.) Jørg. Отмечен 2 раза. Хабейяха, в ивняково-злаковой тундре на заросшем оползневом глинистом склоне. Л, отд. стебли. С выводковыми почками.

Сем. *Marsupellaceae*

*33. *Marsupella sprucei* (Limpr.) H. Bern. Отмечен 3 раза. Тамбей, в гимномитриевой тундре; Хабейяха, на песчаном слабозадерненном склоне. К, отд. стебли, пучки. С периантиями. Редкий для СССР вид, указываемый для Чукотки, Мурманского подрайона и Хибин (Шляков, 1976—1982). Наши находки — наиболее северные для СССР. Не исключено, что при обработке образцов арктических печеночников данный вид пропускался из-за мелких размеров и малочисленности.

34. *Gymnomitrion concinnatum* (Lightf.) Corda. Отмечен 8 раз. Тамбей, в гимномитриевой тундре. К, Л, Д, отд. стебли, пучки, пятна. Хабейяха, в дриадово-бугорковой гимномитриевой и нивальной злаково-кустарничковой тундрах. К, отд. стебли, пучки.

35. *G. corallioides* Nees. Отмечен 57 раз. Тамбей, Хабейяха, очень часто на обнаженных песчаных грунтах, где образует К, либо растет среди Л, пятна, пучки, отд. стебли. Отмечено единичное растение со спороношением.

Сем. *Jungermanniaceae*

*36. *Prasanthus suecicus* (Gott.) Lindb. Отмечен 15 раз. Тамбей, Хабейяха, обычно в осоково-лишайниковых, гимномитриевой, пятнистых и бугорковых тундрах. Тамбей, К, отд. стебли, пучки; Хабейяха, К, Л, пучки, отд. стебли, пятна. Изредка со спороношением и периантиями. В определенных условиях (в затенении среди лишайников или в микропонижениях) вид был представлен неокрашенными, более или менее рыхло облиственными формами, у которых край нижележащего листа едва покрывал или не покрывал основание вышележащего. Некоторые такие формы по внешнему облику достаточно сильно напоминали *Odontoschisma macounii*, иногда произрастая вместе с последним.

*37. *Cryptocolea imbricata* Schust. Отмечен 2 раза. Хабейяха, на разнотравно-дриадовом склоне южной экспозиции, на разнотравном склоне 3-го прируслового вала. К, отд. стебли, пучки. Отмечены ♀ и ♂ побеги. Сопутствующие виды: *Tritomaria quinquedentata*, *Anthelia juratzkana*, *Sphenolobus minutus*, *Cephaloziella arctica*, *Prasanthus suecicus*, *Nardia geoscyphus*, *Plectocolea obovata*, *Lophozia major*, *L. sudetica*.

Данная находка расширяет сведения о распространении этого очень редкого вида, который до настоящего момента был известен в Евразии только из трех точек: Швеция, оз. Турнетреск (Schuster, Mårtensson, 1978); СССР, о-в Врангеля (Жукова, 1978), Чукотка, зал. Лаврентия (Шляков, 1979).

38. *Solenostoma confertissimum* (Nees) Schljak. Отмечен 1 раз. Тамбей, в лишайниковой тундре. Л, пучки.

39. *S. pumilum* subsp. *polaris* Schust. Отмечен 4 раза. Тамбей, в лишайниковой и пятнистой осоково-лишайниково-гимномитриево-ракомитриевой тундрах, в разнотравно-луговой нивальной группировке на крутом склоне; Хабейяха, на разнотравном склоне. К, пучки, отд. стебли.

*40. *S. sphaerocarpum* (Hook.) Steph. Отмечен 5 раз. Тамбей, в разнотравно-луговых нивальных группировках на крутых склонах, в полигональной осоково-лишайниково-гимномитриево-ракомитриевой тундре, в дикрановой тундре с пушицей. К, отд. стебли, пучки, Л, отд. стебли. Однажды с периантиями.

*41. *Plectocolea hyalina* (Lyell) Mitt. Отмечен 2 раза. Хабейяха, на слабозадерненном песчаном склоне и на разнотравном склоне 3-го прируслового вала. Л, К, отд. стебли, пучки.

*42. *P. obovata* (Nees) Mitt. Отмечен 3 раза. Хабейяха, в ивнячково-злаковой тундре на заросшем оползневом глинистом склоне, на прирусловых валах. Л, отд. стебли, К, пучки, пятна. Часто с периантиями, однажды со спороношением.

*43. *Nardia geoscyphus* (De Not.) Lindb. Отмечен 12 раз. Тамбей, во многих типах тундр. К, Д, отд. стебли, пучки. Хабейяха, обычно на прирусловых валах и разнотравных нивальных склонах. К, Л, отд. стебли, пучки, редко небольшие пятна. Изредка с периантиями и спороношением.

Сем. *Scapaniaceae*

*44. *Diplophyllum taxifolium* var. *macrosticta* Buch. Отмечен 3 раза. Харасавэй, в злаково-пушицевой тундре на очень пологом склоне. К, отд. стебли, пучки.

*45. *Scapania curta* (Mart.) Dum. Отмечен 7 раз. Тамбей, в осоково-моховом болоте; Хабейяха, в разных типах тундр. Л, К, Д, отд. стебли, пучки. Изредка с выводковыми почками.

46. *S. cuspiduligera* (Nees) K. Müll. Отмечен 1 раз. Хабейяха, в плоскополигональном комплексе на песчаном водоразделе. Д, отд. стебли. С выводковыми почками.

47. *S. hyperborea* Jørg. Отмечен 6 раз. Хабейяха, в осоково-гилокомиевой и ивнячково-осоковой тундрах, на нивальном разнотравном склоне. Д, отд. стебли, пучки, пятна, Л, отд. стебли, пучки.

48. *S. irrigua* (Nees) Nees. Отмечен 3 раза. Хабейяха, на разнотравном и нивальном склонах, в ивнячково-злаковой тундре. Л, К, отд. стебли, пучки, пятна.

*49. *S. mucronata* Buch. Отмечен 1 раз. Хабейяха, в пятнистой ивнячково-дриадовой тундре. Л, отд. стебли, пучки.

*50. *S. obcordata* (Berggr.) S. Arnell. Отмечен 10 раз. Тамбей, в различных типах лишайниковых тундр, на разнотравном луговом склоне. К, Л, отд. стебли, пучки. Хабейяха, в ивняково-злаковой тундре на заросшем оползневом глинистом склоне, на нивальном разнотравном склоне, прирусловом валу и торфяном бугре. Л, пучки, отд. стебли, небольшие пятна, К, отд. стебли. Изредка с выводковыми почками.

51. *S. paludicola* var. *rotundiloba* Schust. Отмечен 3 раза. Тамбей, в мелкокочковатом осоково-сфагновом болоте, комплексе дикрановых и пушицевых тундр на пологом склоне и в разнотравно-луговой нивальной группировке на крутом склоне. Д, отд. стебли, пучки. Растения обычно имели очень крупные размеры — до 8.7 см длиной.

52. *S. parvifolia* Warnst. Отмечен 16 раз. Тамбей, Хабейяха, Харасавэй, в различных типах растительных сообществ, один раз в осоково-моховом болоте. Тамбей, Д, отд. стебли, пучки, К, отд. стебли, редко мелкие пятна; Хабейяха, Харасавэй, Л, отд. стебли, пучки, Д (редко), отд. стебли. Изредка с выводковыми почками. Наиболее часто встречаемый вид рода. Варьирует от mod. pachyderma-colorata до mod. leptoderma-viridis.

53. *S. praetervisa* Meyl. Отмечен 3 раза. Тамбей, в дикрановой тундре с пушицей и мелкокочковатом осоково-сфагновом болоте, где отмечен вместе с *Lophozia major*; Хабейяха, в кустарничково-лишайниково-гимномитриевой полигональной тундре. К, Д, отд. стебли, пучки. Однажды с выводковыми почками.

Сем. *Cephaloziellaceae*

54. *Cephaloziella arctica* Bryhn et Douin. Отмечен 43 раза. Тамбей, Хабейяха. Наиболее распространенный вид рода, часто встречающийся в различных типах тундр. К, реже Л, Д, отд. стебли, пучки, пятна. Редко с выводковыми почками, дважды с периантиями.

55. *C. divaricata* (Sm.) Schiffn. Отмечен 3 раза. Тамбей, в разнотравно-дикрановой и осоково-лишайниковых тундрах. Д, отд. стебли. Хабейяха, в ивнячково-дикрановой нивальной тундре. Д, Л, пучки.

56. *C. rubella* (Nees) Warnst. Отмечен 3 раза. Хабейяха, в пятнистой ивняковой тундре, на шлейфе склона, в нивальной злаково-кустарничковой тундре. Л, К, отд. стебли, пучки.

57. *C. subdentata* Warnst. Отмечен 2 раза. Хабейяха, в плоскополигональном комплексе в долине реки, в разнотравно-дриадовой тундре. Д, отд. стебли, Л, пучки.

58. *C. uncinata* Schust. Отмечен 2 раза. Тамбей, в разнотравно-гилокомиевой тундре на шлейфе склона в долину. Д, отд. стебли, пучки. Хабейяха, в нивальной злаково-кустарничковой тундре. Л, К, отд. стебли. Это недавно описанный из Гренландии (Schuster, Damsholt, 1974) арктический вид, который уже был отмечен на Шпицбергене (Crundwell, 1978), а также на Новой Земле и на Кольском п-ове (Шляков, 1983). Вид указывался для типичных тундр Ямала (Грибова, Потемкин, 1988). Образцы из арктических тундр очень бедны и содержат только стерильные растения.

Сем. *Cephaloziaceae*

59. *Cephalozia ambigua* C. Mass. Отмечен 6 раз. Тамбей, в различных типах лишайниковых тундр; Хабейяха, в дриадово-бугорковатой гимномитриевой тундре. К, Д, пучки, мелкие пятна, отд. стебли.

60. *C. bicuspidata* (L.) Dum. Отмечен 35 раз. Тамбей, Хабейяха, в различных типах тундр. К, Д, Л, отд. стебли, пучки, пятна. Изредка с периантиями, один раз со спороношением.

61. *C. pleniceps* (Aust.) Lindb. Отмечен 13 раз. Тамбей, в разнотравных песчаных и разнотравных нивальных группировках на крутых склонах, в лишайниковых тундрах, однажды в осоково-моховом болоте. К, Д, мелкие пятна, отд. стебли, пучки. Хабейяха, обычно встречается на нивальных склонах. Л, К, Д, пучки, отд. стебли, небольшие пятна. Изредка встречаются растения с периантиями, однажды со спороношением.

Сем. *Odontoschismaceae*

*62. *Odontoschisma macounii* (Aust.) Und. Отмечен 2 раза. Хабейяха, в плоскополигональных комплексах. К, отд. стебли, пучки, мелкие пятна.

К повсеместно встречаемым видам относятся *Sphenolobus minutus*, *Ptilidium ciliare*, *Blepharostoma trichophyllum*. Очень часто встречаются в обоих районах *Gymnomitrion corallioides* и *Tritomaria quinquedentata*, а в верховьях р. Тамбей — также *Orthocaulis binsteadii*, *Cephaloziella arctica*, *Barbilophozia hatcheri*, *Chandonanthus setiformis* и некоторые другие виды.

У 23 видов были отмечены выводковые почки, у 18 — периантии и только у 7 — спороношение.

Для верховьев р. Тамбей выявлены 47 видов, а для среднего течения р. Хабейяха — 50. Просмотр образцов из района р. Харасавэй, где было отмечено 13 видов, пополнил список двумя новыми для Ямала видами — *Lophozia pellucida* и *Diplophyllum taxifolium*.

Локальные флоры печеночных мхов верховьев р. Тамбей и среднего течения р. Хабейяха характеризуются значительной общностью (табл. 1). Коэффициент сходства Сёренсена—Чекановского (Шмидт, 1980) составляет 76.3 %. Среднее число видов в роде для обоих районов одинаковое (2.1).

ТАБЛИЦА 1

Показатели флористического богатства и систематического многообразия печеночных мхов верховьев реки Тамбей и среднего течения реки Хабейяха

Район	Число						
	семейств	родов	видов	общих		специфичных	
				родов	видов	родов	видов
Тамбей	11	22	47	19	37	3	10
Хабейяха	13	24	50			5	13

Распределение видов по семействам типично для печеночных мхов Арктики. 5 ведущих семейств включают около 80 % видов, выявленных как в каждом из двух районов в отдельности, так и в арктических тундрах (Атн) Ямала в целом (табл. 2). Наиболее стабильной является позиция сем. *Lophoziaceae*. Виды сем. *Scapaniaceae* немногочисленны, и их ценотическая роль в арктических тундрах Ямала невелика. Большая часть из них стенотопны. Ни один из видов не встречался в больших количествах.

Распределение видов по широтно-зональным группам, произведенное в основном по Шлякову (1976—1982), для обоих районов примерно одинаково и выглядит следующим образом: на долю арктоальпийского и бореального элементов приходится по 21.3—24 % видов, на гипоарктогорный — 22—25.5, на арктический — 12—12.7, на гипоарктический — 8.5—10, на прочие — 8—10.7 % видов. Несмотря на значительную для арктических тундр долю бореальных видов, их роль в сложении растительного покрова данной подзоны мала. Виды, играющие наиболее существенную ценотическую роль, характеризуются гипоарктогорным, арктоальпийским, гипоарктическим и арктическим распространением.

Сопоставление флористических списков печеночных мхов верховьев р. Тамбей и среднего течения р. Хабейяха с таковым о-ва Белый (Жукова, Ребристая, 1987) показало их значительную общность. Коэффициент сходства для пар Тамбей—Белый, Хабейяха—Белый примерно одинаков и составляет около 64 %.

ТАБЛИЦА 2

Ведущие семейства во флоре печеночных мхов изученных районов

Ведущие семейства	Число видов		
	Тамбей	Хабейяха	Атн *
1. *Lophoziaceae*	21 (44.7)**	17 (34.0)	25 (40.3)
2. *Scapaniaceae*	5 (10.6)	8 (16.0)	11 (17.7)
3. *Jungermanniaceae*	5 (10.6)	6 (12.0)	8 (12.9)
4. *Cephaloziellaceae*	3 (6.4)	5 (10.0)	5 (8.1)
5. *Marsupellaceae****	3 (6.4)	3 (6.0)	3 (4.8)
Всего	37 (78.7)	39 (78.0)	52 (83.9)

* Графа включает виды, выявленные во всех точках.
** В скобках — % от общего числа видов.
*** На 5-м месте по числу видов также стоит сем. *Cephaloziaceae*.

В заключение хочу выразить сердечную благодарность А. Л. Жуковой за ценные советы и О. В. Ребристой за предоставленные материалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грибова С. А., Потемкин А. Д. К флоре печеночных мхов междуречья рек Томбойяха и Сё-яха (Центральный Ямал) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 5. С. 685—690. — *Жукова А. Л.* Два интересных вида печеночных мхов с острова Врангеля // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 10. С. 1460—1466. — *Жукова А. Л., Ребристая О. В.* К флоре печеночных мхов района реки Матюйяха (полуостров Ямал) // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 5. С. 642—649. — *Жукова А. Л., Ребристая О. В.* К флоре печеночных мхов острова Белого (Карское море) // Нов. сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 208—213. — *Ладыженская К. И.* О новых местонахождениях малоизвестного вида *Pseudolepicolea fryei* (Perss.) Grolle et Ando (*Hepaticae*) в Советской Арктике // Нов. сист. низш. раст. 1971. Т. 8. С. 314—317. — *Орлова В. В.* Западная Сибирь. Л.: Гидрометеоиздат, 1962. 360 с. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1—5. Л.: Наука, 1976—1982. — *Шляков Р. Н.* Новые дополнения к флоре печеночников северных районов СССР // Нов. сист. низш. раст. 1979. Т. 16. С. 201—208. — *Шляков Р. Н. Cephaloziella uncinata* Schust., новый вид для флоры печеночников СССР // Нов. сист. низш. раст. 1983. Т. 20. С. 203—205. — *Шмидт В. М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с. — *Crundwell A. C. Cephaloziella uncinata* Schust. in Spitzbergen // Lindbergia. 1978. Vol. 4, N 3—4. P. 297—298. — *Müller K.* Die Lebermoose Europas (*Musci hepatici*). Lf. 2 // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Bd 6. Leipzig, 1951. S. 161—320. — *Schuster R. M.* The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian. Vol. 2. New York; London: Columbia Univ. Press, 1969. 1062 p. — *Schuster R. M., Damsholt K.* The *Hepaticae* of West Greenland from ca. 66° N to 72° N // Meddel. Grønland. 1974. Bd 199, N 1. S. 1—373. — *Schuster R. M., Mårtensson O.* The genus *Cryptocolea* (*Jungermanniales*) new for Europe // Lindbergia. 1978. Vol. 4, N 3—4. P. 203—205. — *Steere W. C., Inoue H. Hepaticae* of Arctic Alaska // J. Hattori Bot. Lab. 1978. N 44. P. 251—315.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 IV 1988.

SUMMARY

The annotated list of liverworts from the Yamal arctic tundras (comprised of 62 species) is presented. 21 species are found on the Peninsula for the first time; among them *Lophozia rubrigemma* is indicated for the first time for the Eurasia, and *Cryptocolea imbricata* for the fourth. The records of *Calycularia laxa* are the most northern in the world and the most western in Siberia and these of *Marsupella sprucei* are the most northern for the USSR. In this subzone, the species with hypoarctic-mountain, arctic-alpine and with arctic and hypoarctic areas play the most significant role in vegetation cover composition. There is close similarity in liverwort local floras of the up-stream of the Tambey river, of the middle course of the Khabeyakha river and of the Bely Island.

ТОМ 74 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1989, № 6

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.465 : 582.536 : 551.482.2 Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

А. Г. Сидорский, А. Г. Копосов, А. С. Терзян, В. А. Шеманаев

ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* (*ALISMATACEAE*) В РАЗЛИЧНЫХ РЕГИОНАХ АРЕАЛА ВОЛЖСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

A. G. SIDORSKY, A. G. KOPOSOV, A. S. TERZYAN, V. A. SHEMANAYEV.

PATTERNS OF SEX DIFFERENTIATION IN *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* (*ALISMATACEAE*) IN VARIOUS REGIONS OF ITS AREA ALONG THE VOLGA RIVER

Исследование половой структуры соцветий *Sagittaria sagittifolia*, произрастающего в различных регионах Волжской популяции, показало, что оптимальные и стрессовые экологические условия оказывают существенное влияние на тип соцветий (простые, сложные), число и характер их модификаций, распределение тычиночных и пестичных цветков в мутовках соцветий, соотношение разнополых цветков как в нижних мутовках, так и в соцветии в целом, на общий габитус соцветий. Как правило, на границах ареала этого вида растений в реках Волжского бассейна отмечены следующие существенные отличия растений по сравнению с популяциями, произрастающими в относительно оптимальных условиях обитания: отсутствие обоеполых цветков, преобладание особей с простым соцветием, снижение числа модификаций как простых, так и сложных соцветий, уменьшение размеров соцветий за счет снижения числа мутовок, увеличение числа пестичных и снижение количества тычиночных цветков как в нижних мутовках, так и в соцветии в целом, резкий сдвиг половой дифференциации растений в женскую сторону. Все отмеченные особенности в строении соцветий растений в пограничных популяциях способствуют ускоренному формированию соцветий, более раннему наступлению цветения и плодоношения растений, что играет существенную роль в обеспечении выживания этого вида на границах его ареала.

Кафедрой ботаники Арзамасского педагогического института им. А. П. Гайдара с 1975 г. ведутся исследования половой структуры соцветий стрелолиста обыкновенного *Sagittaria sagittifolia* популяций рек Волжского бассейна. За 13 лет проведены экспедиции по 12 рекам этого бассейна на территории, протянувшейся с запада на восток свыше 800 км и с севера на юг на 600 км. Результаты исследований опубликованы в ряде статей (Сидорский, Деев, 1981; Сидорский, 1983; Сидорский и др., 1984а, б, 1986).

Как известно, ареал отдельных видов растений зависит от многих условий среды, среди которых важнейшими являются климат, естественные препятствия для распространения и конкуренция со стороны других видов, занимающих аналогичную экологическую нишу. Эти факторы на границах ареала оказывают специфическое воздействие на уровень генетико-автоматических процессов и ряд морфологических и физиолого-биохимических особенностей растений (Эрлих, Холм, 1966; Шмальгаузен, 1968; Уильямс, 1975; Дубинин, 1986, и др.).

В 1986 г. нами была проведена экспедиция по р. Вятке от поселка Песковка Омутнинского р-на на севере Кировской обл. до г. Вятские Поляны на крайнем юге этой же области. Было пройдено 1100 км. На всем маршруте как на самой реке, так и при осмотре стариц, заливов, прибрежных озер обнаружено 6 (!) исключительно небольших мест произрастания этого растения (10—20 особей в каждой популяции). Растения были слабыми (2—3 небольших надводных листа) и ни одно из них не цвело за время их осмотра (вторая декада августа). По-нашему мнению, р. Вятка является северо-восточной границей распространения этого вида растений в реках Волжского бассейна. Для исследования пограничных популяций стрелолиста обыкновенного в северо-восточном регионе была выбрана р. Уста. Экспериментальный материал по структуре соцветий и общей направленности сексуализации растений этой реки настолько резко отличался от полученных ранее результатов, что мы сочли интересным представить в данной работе сопоставимые характеристики популяций этого вида растений, произрастающих в контрастных (относительно оптимальных и стрессовых) экологических условиях. С этой целью был проведен сравнительный анализ по ряду характеристик популяций рек Уста и Пра, произрастающих в стрессовых и относительно оптимальных условиях соответственно.

Материал и методика

Материал был собран во время экспедиций по рекам Волжского бассейна. Были исследованы популяции р. Пра, протекающей по Рязанской обл., на расстоянии 192 км от истока (река вытекает из оз. Ивановского, входящего в группу Спас-Клепиковских озер) до впадения в р. Оку и р. Уста на расстоянии 114 км от раб. поселка Урень Горьковской обл. до впадения в р. Ветлугу. Ока и Ветлуга являются соответственно правым и левым притоками р. Волги. Через каждые 1—2 км маршрута в нескольких местах отбирали по 40—50 растений, у которых анализировали половую структуру соцветий.

Результаты исследований и обсуждение

Растения изученных популяций резко отличаются между собой по многим характеристикам половой структуры соцветий (табл. 1). Во-первых, растения с простым (простая мутовчатая кисть) и сложным (мутовчатая кисть, состоящая из центральной и боковой кистей) соцветием представлены в этих популяциях в различном соотношении. Так, большинство (71.4 %) растений р. Пра формирует сложное соцветие, а р. Уста — простое (88.1 %). Во-вторых, число различных модификаций соцветий, отклоняющихся от типичной формы, описанной в ботанической литературе (Маевский, 1964; Цвелев, 1979, и др.) и представляющей собой простую мутовчатую кисть, несущую в среднем от 5 до 10 мутовок, из которых в одной или двух нижних мутовках формируются по 3 пестичных цветка, а в остальных — по 3 тычиночных, составило в популяции р. Пра 134, р. Уста — 32. Различие существенное. Модификация типичного соцветия шла за счет изменения числа и пола цветков в двух, реже — трех нижних мутовках. Отмечено, что число модификаций соцветий значительно больше у растений

ТАБЛИЦА 1

Общая характеристика половой структуры соцветий стрелолиста обыкновенного

Местообитание популяции (река)	Число проанализированных растений	Частота встречаемости растений, различающихся по типу соцветия и полу цветков в них, %				Число разных вариантов соцветий, отклоняющихся от типичного			
		соцветие							
		простое		сложное		простое		сложное	
		цветки в соцветии							
		диморфные	триморфные	диморфные	триморфные	диморфные	триморфные	диморфные	триморфные
Пра	7920	28.1	0.5	68.2	3.2	46	3	79	6
Уста	4840	88.1	—	11.9	—	22	—	10	—

со сложным соцветием в популяции р. Пра и простым — р. Уста. В-третьих, 3.7 % всех растений популяций первой реки несли один или несколько обоеполых цветков. Ни одной особи с такими цветками не отмечено в популяции р. Уста. Таким образом, «ужесточение» условий существования растений этого вида ведет к резкому уменьшению в популяции растений со сложным соцветием и снижению разнообразия модификаций как простых, так и сложных соцветий. Здесь необходимо отметить, что в понятие «стрессовые условия» произрастания стрелолиста обыкновенного на р. Уста мы вкладываем целый комплекс факторов внешней среды и главный из них — климатический, особенно температурный режим. Поздняя и часто холодная весна, короткий вегетационный период, относительно низкие температуры воды и воздуха создают для растений этого региона «жесткий» режим как для роста, так и для цветения и плодоношения. Область, по которой протекает р. Пра, имеет значительно более благоприятные условия как по температурному режиму воды и воздуха, так и по продолжительности вегетационного периода растений стрелолиста обыкновенного.

ТАБЛИЦА 2

Число модификаций отдельных мутовок соцветий по числу и полу цветков

Местообитание популяции (река)	Простая кисть			Сложная кисть			
				центральная кисть			боковая кисть
	последовательность расположения мутовок от нижних к верхним						
	I	II	III	I	II	III	
Пра	9	9	3	12	7	1	4
Уста	5	6	—	4	4	—	—

Из табл. 2 видно, что модификация простого соцветия растений популяции р. Уста шла за счет вышеуказанных отклонений в строении двух нижних мутовок (I, II), а у растений популяции р. Пра — и третьей мутовки (объем выборки растений указан в табл. 1). В сложных соцветиях у растений в благоприятных экологических условиях (р. Пра) отклонения от типичного строения мутовок отмечены в трех нижних мутовках центральной (особенно первой) и боковой кистей, в то время как в стрессовых условиях в сложных соцветиях боковая кисть полностью и центральная, начиная с третьей мутовки, имели типичное строение (три тычиночных цветка в мутовке). Это указывает на то, что у растений популяции р. Уста существует более «жесткий» контроль за процессом формирования типичных нижних мутовок соцветий.

На рис. 1 и 2 показано распространение в исследованных популяциях обеих рек отдельных модификаций простых соцветий стрелолиста обыкновенного. На рисунках приведено распределение цветков в двух нижних мутовках соцветий, так как в подавляющем большинстве случаев модификации как простых, так и сложных соцветий шли за счет изменения числа и пола цветков в этих мутовках (табл. 2). Третья и последующие мутовки содержали по 3 тычиночных цветка.

Установлено, что 29.5 % всех растений популяции р. Уста формировали типичное соцветие (3 ♀—3 ♂, 3 ♀—3 ♀), в то время как в популяции р. Пра таких особей было примерно в 4.5 раза меньше (6.6 %). В формуле цветка цифрой обозначается число цветков, половая структура одной мутовки отделяется от соседней знаком тире. Приведенные данные свидетельствуют о том, что на границах ареала обитания стрелолиста обыкновенного явное преимущество имеют растения, формирующие простые соцветия с типичным распределением

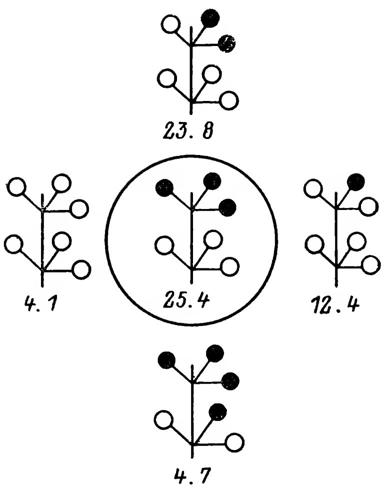


Рис. 1. Частота встречаемости растений популяции р. Уста, имеющих наиболее распространенные модификации простой мутовчатой кисти (в процентах от общего числа исследованных растений).

Здесь и на рис. 2—6: темные кружки — тычиночные цветки, светлые — пестичные цветки.

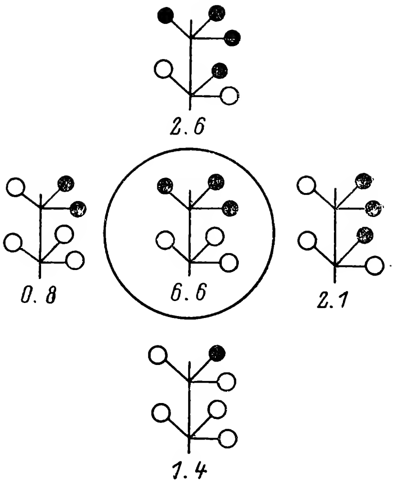


Рис. 2. Частота встречаемости растений популяции р. Пра, имеющих наиболее распространенные модификации простой мутовчатой кисти (в процентах от общего числа исследованных растений).

цветков в нижних мутовках или имеющие минимальные отклонения в их структуре (три пестичных цветка — в первой мутовке, два или один пестичный, остальные тычиночные — во второй мутовке соответственно 23.8 и 12.4 %).

В отечественной ботанической литературе сложные соцветия стрелолиста обыкновенного не приводятся в качестве характерной, типичной структуры соцветий этого вида. В этих соцветиях боковая кисть состоит из трехчленных мутовок, формирующих только тычиночные цветки, отсюда ясно, что половая дифференциация таких соцветий сдвинута в сторону преобладания тычиночных цветков по сравнению с простыми соцветиями. Как правило, формирование цветков боковой кисти происходит значительно позже, чем цветков двух нижних мутовок, и по времени совпадает с образованием тычиночных цветков в верхних мутовках центральной кисти. В то же время при сравнении растений двух популяций видно, что в «жестких» экологических условиях существования сложные соцветия стрелолиста популяции р. Уста имеют в среднем больше пестичных цветков в двух нижних мутовках, чем растения популяции р. Пра (рис. 3, 4). Так, среди самых распространенных модификаций сложных соцветий 5 пестичных цветков формировали 13.9 % всех растений со сложным соцветием в популяции р. Уста и ни одного — в популяции р. Пра, 4 пестичных цветка — 51.4 и 39.9 % особей соответственно, 3 пестичных цветка — 23.6 и 40.8 %.

Более тщательное исследование особенностей развития разнополых цветков в двух нижних мутовках показало, что подавляющее большинство растений популяции р. Уста формировали в первой мутовке простых соцветий 3 пестичных цветка, в то время как в популяции р. Пра более половины растений имели в аналогичных мутовках только два пестичных цветка (табл. 3). Во второй мутовке 78.6 % растений с простым соцветием, произрастающих на границах ареала, имели пестичные цветки, в то время как в центре ареала этот процент снижался до 54.1. Растения со сложным соцветием в обеих популяциях имели примерно одинаковую картину распределения числа пестичных цветков в первых и вторых мутовках.

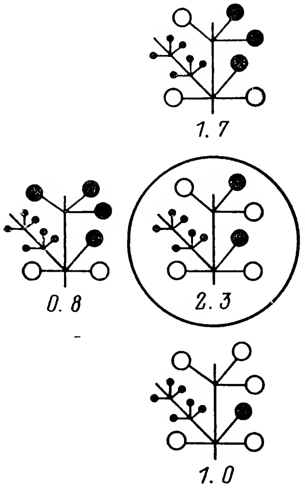


Рис. 3. Частота встречаемости растений популяции р. Уста, имеющих наиболее распространенные модификации сложной мутовчатой кисти (в процентах от общего числа исследованных растений).

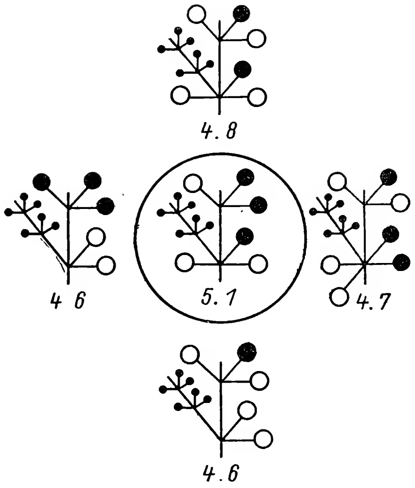


Рис. 4. Частота встречаемости растений популяции р. Пра, имеющих наиболее распространенные модификации сложной мутовчатой кисти (в процентах от общего числа исследованных растений).

Анализ соцветий по числу тычиночных цветков в различных мутовках показал, что в простых соцветиях частота встречаемости цветков этого пола в первой мутовке значительно меньше у растений популяции р. Уста, чем р. Пра. Во второй мутовке образование тычиночных цветков у растений сравниваемых популяций не имеет принципиального отличия за исключением небольшого преобладания растений популяции р. Уста, формирующих в этой мутовке 2 тычиночных цветка. В популяции р. Уста более половины растений со сложным соцветием (51.7 %) формировали в первой мутовке один тычиночный цветок, в то время как аналогичная группа особей популяции р. Пра была значительно меньше (35.7 %). В последней популяции вероятность образования 3 тычиночных цветков как в первой, так и во второй мутовках была значительно выше, чем в популяции р. Уста.

Таким образом, растения стрелолиста обыкновенного в оптимальных и стрессовых условиях произрастания резко различаются по половой структуре соцветий (распределению разнополых цветков между мутовками и количественному соотношению растений, формирующих в мутовках определенное число тычиночных и пестичных цветков).

Было интересно установить общую направленность половой дифференциации как двух нижних мутовок, за счет которых в основном идет процесс модификации соцветий этого вида, так и соцветий в целом.

Данные табл. 4, полученные на основе анализа всех растений с простым соцветием (см. объем выборки в табл. 1), показывают резкий сдвиг половой дифференциации в женскую сторону как нижних мутовок простых соцветий растений популяции р. Уста по сравнению с популяцией р. Пра, идущий за счет уменьшения числа тычиночных цветков и увеличения пестичных, так и соцветий в целом. Стрелолист обыкновенный в стрессовых условиях не только формирует относительно больше пестичных цветков, но и резко (более чем в 3 раза) снижает образование тычиночных. Несколько иная картина отмечена при анализе степени половой дифференциации сложных соцветий (табл. 5).

Нижние мутовки центральной кисти фактически не отличаются по степени половой дифференциации у растений сравниваемых популяций. В то же время

ТАБЛИЦА 3

Характеристика двух первых мутовок простого соцветия или центральной кисти сложного по числу пестичных и тычиночных цветков у стрелолиста обыкновенного в двух местообитаниях (число растений, содержащих определенное число цветков в мутовках, %) *

Местообитание популяции (река)	Число цветков							
	в первой мутовке				во второй мутовке			
	1	2	3	>3	1	2	3	>3
Пестичные цветки								
простое соцветие								
Пра	0	52.8	47.2	0	23.8	19.6	10.7	0
Уста	2.5	18.3	72.8	6.4	34.1	26.9	15.9	1.7
сложное соцветие								
Пра	2.7	89.6	7.7	0	27.2	31.8	19.7	0
Уста	1.7	88.0	10.3	0	22.5	37.8	25.9	0
Тычиночные цветки								
простое соцветие								
Пра	32.5	8.6	3.4	0	18.6	24.3	44.5	0
Уста	11.5	1.4	0.5	0.5	17.1	36.4	39.7	0.2
сложное соцветие								
Пра	35.7	24.8	5.3	0	31.1	27.7	20.6	0
Уста	51.7	24.1	1.7	0	36.2	22.4	13.8	0

* В таблице приведены сведения о всех растениях изученных популяций. Разница между количеством растений, содержащих 1, 2, 3 или более 3 цветков определенного пола (сумма процентов особей с такими числами цветков) в определенной мутовке (первой или второй), и общим числом проанализированных растений (100 %) свидетельствует о тех особях популяций, которые содержали в данной мутовке только цветки противоположного пола.

ТАБЛИЦА 4

Направленность сексуализации двух нижних мутовок и простых соцветий в целом

Местообитание популяции (река)	Число цветков в двух нижних мутовках			Число цветков в соцветии в целом		
	тычиночных (♂)	пестичных (♀)	соотношение ♂/♀	тычиночных (♂)	пестичных (♀)	соотношение ♂/♀
Пра	2.6	3.4	0.8	17.1	3.7	4.6
Уста	1.9	4.5	0.4	5.9	4.5	1.3

центральная, боковая кисти и соцветие в целом имеют значительный сдвиг половой дифференциации в сторону преобладания пестичных цветков у растений, произрастающих в экстремальных условиях, который идет за счет существенного уменьшения формирования тычиночных цветков. В основе такого изменения сексуализации стрелолиста обыкновенного в популяции р. Уста лежит резкое уменьшение размеров (изменение габитуса) соцветий за счет уменьшения числа мутовок (табл. 6).

Как простые, так и сложные соцветия растений этой реки не имели больше 6 мутовок, при этом простые соцветия, содержащие не свыше 3 мутовок, были представлены у половины растений (50.9 %). Подавляющее большинство про-

ТАБЛИЦА 5

Направленность сексуализации двух нижних мутовок центральной кисти, боковой кисти и сложных соцветий в целом

Местообитание популяции (река)	Центральная кисть						Боковая кисть			Соотношение цветков в соцветии в целом ♂/♀
	число цветков в двух нижних мутовках			число цветков во всей центральной кисти			число цветков			
	тычиночных ♂	пестичных ♀	соотношение ♂/♀	тычиночных ♂	пестичных ♀	соотношение ♂/♀	тычиночных ♂	пестичных ♀	соотношение ♂/♀	
Пра	2.5	3.6	0.7	22.5	4.0	5.6	10.5	0.2	52.6	7.9
Уста	2.3	3.8	0.6	7.4	3.8	1.9	4.7	—	—	3.2

ТАБЛИЦА 6

Удельный вес в популяциях растений, имеющих определенное число мутовок в соцветии

Местообитание популяции (река)	Число мутовок в соцветии							
	1	2	3	4	5	6	7	>7
				Простые соцветия				
Пра	—	—	—	—	9.2	28.9	41.1	20.0
Уста	0.2	17.3	33.4	29.8	18.6	0.7	—	—
				Сложные соцветия (центральная кисть)				
Пра	—	—	—	—	—	17.4	30.2	52.4
Уста	—	—	—	61.9	35.0	3.1	—	—
				Популяции в целом				
Пра	—	—	—	—	2.6	20.6	33.2	43.6
Уста	0.2	15.2	23.3	39.8	20.5	1.0	—	—

стых соцветий растений этой популяции не имели больше 4 мутовок (80.7 %), в то время как в популяции р. Пра 61.9 % растений имели 7 и более мутовок. Сложные соцветия в целом крупнее простых. Но если у растений популяции р. Уста они не превышали 6 мутовок (максимум 4 мутовки — 61.9 % растений), то стрелолист, произрастающий по р. Пра, имел как минимум 6 мутовок, а большинство растений (52.4 %) формировали их больше семи.

Итак, такие небольшие по размерам соцветия стрелолиста в популяции р. Уста были нами обнаружены впервые. В связи с этим было интересно проанализировать наиболее распространенные модификации простых соцветий, имеющих всего 2 или 3 мутовки (рис. 5, 6).

Было идентифицировано 10 форм простых трехмутовчатых соцветий. На рис. 5 представлены 6 наиболее распространенных их модификаций (31.1 % растений от общего числа особей с простым соцветием). На остальные 4 половые формы приходилось всего 2.3 % растений.

Анализ приведенных данных показывает, что наиболее распространенным является типичное трехмутовчатое соцветие. Большинство модификаций соцветий связано с усилением женской сексуализации за счет появления одного или двух пестичных цветков во второй мутовке. Значительно реже отмечены случаи сдвига половой дифференциации растений стрелолиста в мужскую сторону

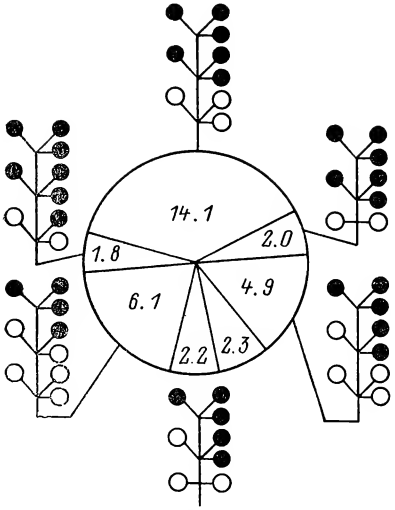


Рис. 5. Наиболее распространенные модификации трехмутовчатых соцветий стрелолиста обыкновенного популяции р. Уста (в процентах от общего числа растений с простым соцветием).

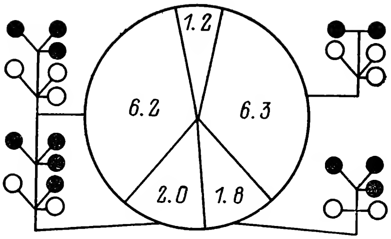


Рис. 6. Наиболее распространенные модификации двухмутовчатых соцветий стрелолиста обыкновенного популяции р. Уста (в процентах от общего числа растений с простым соцветием).

в результате уменьшения числа пестичных цветков в первой мутовке или появления в ней тычиночных цветков.

Из 8 двухмутовчатых соцветий 4 наиболее распространенные формы среди растений с простым соцветием составили 16.3 % (рис. 6), в то время как на остальные модификации приходилось всего 1.2 %. И в этом случае отмечено значительное преобладание в популяции растений с большим сдвигом половой дифференциации в сторону преобладания пестичных цветков.

Интересно отметить, что в популяции р. Уста нами обнаружены растения, имеющие максимальную редукцию соцветия. Так, описаны 9 особей в разных местах обитания, несущие соцветие из одной мутовки с двумя пестичными и одним тычиночным цветком. Обнаружено 7 растений с двухмутовчатыми соцветиями, в которых нижняя мутовка имела один пестичный, а верхняя — один тычиночный цветок. Вероятно, такие соцветия уже нельзя классифицировать как мутовчатую кисть.

Таким образом, на северо-востоке границы ареала стрелолиста обыкновенного в реках Волжского бассейна преимущество приобретают популяции растений, которые формируют простые соцветия, имеющие минимальные отклонения от типичного соцветия этого вида, описанного в ботанической литературе. Образование простых соцветий, несомненно, занимает меньше времени в онтогенезе растений, чем сложных. Ускорению цветения растений в стрессовых условиях способствует значительное уменьшение размеров соцветий за счет сокращения числа мутовок в соцветии (пластические вещества не тратятся на формирование лишних мутовок, содержащих только тычиночные цветки). Частота формирования пестичных цветков во второй мутовке простых соцветий и их число в первой мутовке значительно выше у растений, произрастающих на границах ареала, чем в его центре. Соответственно частота образования тычиночных цветков в первой мутовке простых соцветий была у растений популяции р. Уста ниже, чем у популяции р. Пра. В целом направленность половой дифференциации как двух основных нижних мутовок, так и соцветий в целом была резко сдвинута в сторону преобладания пестичных цветков у растений на границе ареала. Полученные данные еще раз подтверждают многочисленные литературные сведения о сдвиге в соотношении цветков у раздельнополых однодомных растений в сторону преобладания пестичных цветков и об увеличении доли женских особей у раздельнополых двудомных растений при ухудшении условий обитания организмов (Монюшко, 1937; Деев, Сидорский, 1976, и др.). Исключением является фактор пониженной влажности, обусловливающий сдвиг в соотношении полов у двудомных растений в мужскую сторону за счет большей ксерофитности мужских особей (Шереметьев, 1983; Волкович, 1984, и др.).

Известно, что на изменение условий существования растения часто отвечают сменой стратегии размножения — переходом от полового к вегетативному размножению (или наоборот) или изменением половой организации. Сущность значения таких изменений заключается в повышении (или сохранении) прежнего потенциала размножения и (или) усилении процесса рекомбинаций. В этом плане стрелолист обыкновенный может служить интересным объектом изучения как вид, имеющий высокую пластичность половой организации отдельных особей и популяций в целом. Об этом свидетельствуют данные, приведенные в настоящей работе, и материал, собранный в экспедиции по рекам Днепровского бассейна (Сидорский и др., 1986). Одну и ту же задачу — ускорение формирования соцветий, а следовательно сокращение сроков цветения и плодоношения, — растения популяций рек этих двух бассейнов решают различными путями. Если в популяциях рек Волжского бассейна в экологически неблагоприятных условиях существования идет процесс уменьшения размеров соцветий, упрощения их строения, повышения числа пестичных цветков в нижних мутовках соцветий, то в популяциях рек Днепровского бассейна отмечен в стрессовых условиях процесс перехода растений с раздельнополой однодомной на раздельнополую двудомную основу.

Интересно отметить, что полученные данные косвенно подтверждают гипотезу о первоначальной половой структуре соцветий рода *Sagittaria* — сложной мутовчатой кисти, состоящей из обоеполых цветков (Charlton, 1973; Sing, Sattler, 1977; Wooten, Brown, 1983). Если в центре Волжской популяции стрелолиста обыкновенного описан относительно большой процент растений, формирующих обоеполые цветки, то на северо-восточной границе ареала таких особей не обнаружено ни одной, хотя и было обследовано около 5 тыс. экземпляров.

Переход растений к современной половой структуре за счет упрощения строения соцветий (простая мутовчатая кисть) и замены обоеполых цветков на однополые несомненно связан с общим ухудшением условий существования растений, в частности с загрязнением водной среды и резким ухудшением водного режима за счет интенсивного судоходства на реках, и является характерным частным примером глобального процесса изменения половой организации растений при «ужесточении» экологических факторов среды (Монюшко, 1937; Деев, Сидорский, 1976, и др.).

В связи с более продолжительным формированием обоеполых цветков покрытосеменных растений по сравнению с однополыми (Львова, 1959; Мизунов, 1968, и др.) обеспечение опыления первых зацветших пестичных цветков в пограничных популяциях стрелолиста обыкновенного идет не за счет пыльцы обоеполых цветков, а за счет образования у части растений популяции тычиночных цветков в первой и во второй мутовках. Следует отметить, что все этапы органогенеза тычиночных цветков у раздельнополых растений идут значительно быстрее, чем пестичных и обоеполых цветков (Львова, 1961, 1976). Формирование обоеполых цветков у растений популяции р. Пра можно классифицировать как атавистический признак этого вида растений, наследственный механизм которого реализуется в редких случаях только в определенных экологически благоприятных для стрелолиста обыкновенного условиях среды.

Известно, что ни одна работа по эволюционному учению и популяционной генетике, начиная с трудов Ч. Дарвина, не обходится без стрелолиста обыкновенного как классического примера влияния внешней среды на формирование морфологических особенностей вегетативных органов, в частности листьев. У этого вида установлено уникальное сочетание прогрессивных и регрессивных признаков (Цвелев, 1982; Деев, 1984). Наши исследования показали, что соцветие стрелолиста обыкновенного, вероятно, — самое пластичное из всех органов этого растения и служит не только прекрасным индикатором условий окружающей среды, но и может быть использовано в качестве средства биологического мониторинга за состоянием (в частности, за глубиной загрязнения) водной среды (Сидорский, 1983; Сидорский и др., 1984б).

Модификационная изменчивость соцветий этого растения поражает своим разнообразием. В каждой экспедиции обнаруживаются формы соцветий, уникальные по своему строению. Так, в популяции р. Уста в двух местах около устья найдено 11 растений (в первом 4 и во втором 7), у всех них четырехчленные (!) мутовки.

Своей работой мы хотели привлечь внимание специалистов к исследованию в различных регионах стрелолиста обыкновенного с позиций всех разделов ботанической науки с целью создания полной картины процесса эволюционного совершенствования его в разнообразных экологических условиях по всему ареалу на территории нашей страны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкович В. Б. Соотношение мужских и женских растений в популяциях *Aruncus vulgaris* (*Rosaceae*) и особенности их роста и развития // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 4. С. 458—465. — *Деев С. В.* Стрелолист // Химия и жизнь. 1984. № 6. С. 36—37. — *Деев С. В.*, *Сидорский А. Г.* Раздельнополые формы покрытосеменных растений во флоре европейской части СССР // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 4. С. 534—538. — *Дубинин Н. П.* Общая генетика. М.: Наука, 1986. 560 с. — *Львова И. Н.* Особенности формирования цветков в семействе тыквенных в связи с направлением эволюции // Докл. совещ. по общ. вопр. биологии. Томск: 1959. С. 128—130. — *Львова И. Н.* Органогенез цветков покрытосеменных растений в связи с их сексуальностью // Морфогенез растений. М.: Изд-во МГУ, 1961. Т. 1. С. 71—77. — *Львова И. Н.* Проблема пола и органогенез растений. М.: Изд-во МГУ, 1976. 48 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 881 с. — *Мизунов Г.* Селекция арбузов и дынь на скороспелость // Картофель и овощи. 1968. № 8. С. 37—38. — *Монюшко В. А.* Половые формы цветковых растений и закономерность в их географии и происхождении // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1937. Вып. 1, № 2. С. 107—152. — *Сидорский А. Г.* Стрелолист как индикатор степени загрязнения водной среды // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л., 1983. С. 319—320. — *Сидорский А. Г.*, *Баранов С. В.*, *Емельянов А. А.*, *Булгачев А. Н.* Характеристика половой структуры соцветий *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в популяциях некоторых рек бассейна Днепра по сравнению с популяциями рек Волжско-Окского бассейна // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 8. С. 1076—1088. — *Сидорский А. Г.*, *Деев С. В.* Изменение направленности половой дифференциации стрелолиста обыкновенного, ежеголовников прямого и всплывшего от верховья до устья реки Сережи // Экология. 1981. № 6. С. 88—90. — *Сидорский А. Г.*, *Деев С. В.*, *Родинов В. Н.* др. Половая структура соцветий *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в популяциях некоторых рек Волжско-Окского бассейна // Бот. журн. 1984а. Т. 69, № 9. С. 1173—1183. — *Сидорский А. Г.*, *Деев С. В.*, *Родинов В. Н.* и др. Половая структура соцветий стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia* L.) как биоиндикатор экологических условий существования водных организмов // Экология. 1984б. № 3. С. 67—70. — *Уильямс М.* Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с. — *Цвелев Н. Н.* Сем. *Alismataceae* Vent. — Частуховые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 156—167. — *Цвелев Н. Н.* Семейство частуховые // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 12—17. — *Шереметьев С. Н.* О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 5. С. 561—571. — *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 451 с. — *Эрлих П.*, *Холм Р.* Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 330 с. — *Charlton W. A.* Studies in the *Alismataceae*. 11. Inflorescence of *Alismataceae* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. P. 775—789. — *Sing V.*, *Sattler R.* Development of the inflorescence and flower of *Sagittaria cuneata* // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55. P. 1087—1105. — *Wooten J. W.*, *Brown S. A.* Observations of inflorescence patterns and flower sex in population of *Sagittaria papillosa* Buch. (*Alismataceae*) // Aquatic Bot. 1983. Vol. 15. P. 409—418.

Арзамасский государственный
педагогический институт.

Получено 17 XII 1987.

УДК 582.4/7 9—18 Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

Л. И. Липаева

К АНАТОМИИ ЛЕПЕСТКОВ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

L. I. LIPAYEVA. ON THE ANATOMY OF PETALS IN ANGIOSPERMS

Сравнивали распределение устьиц на лепестках и листьях 41 вида. Установили отсутствие устьиц на лепестках у 24 видов. У остальных изученных видов устьиц на лепестках в несколько раз меньше, чем на листьях, а расположение их у разных видов различное (на кончиках лепестков, у основания, вдоль средней жилки) в противоположность однотипному расположению устьиц на листьях разных видов. Эти особенности устьичного аппарата лепестков свидетельствуют об отсутствии у него сходных для разных видов и при том важнейших физиологических функций (фотосинтеза, газообмена, транспирации), что подтверждается и экспериментальными данными. Делается вывод об утрате лепестками покрытосеменных полноценного устьичного аппарата в процессе эволюции.

В работе Д. Кожевникова (1882), посвященной анатомии лепестков, приводится около 50 литературных источников, касающихся этого вопроса, начиная с исследований Мальпиги в XVII в. Бóльшая часть этих источников посвящена анатомии цветков вообще или даже более широким вопросам ботаники и лишь попутно касается анатомии лепестков. Только весьма обстоятельное исследование A. Chatin (1861) специально посвящено рассматриваемому вопросу. Работа Кожевникова внесла важный вклад в анатомию лепестков. Несмотря на некоторые ошибочные положения, работа эта до настоящего времени не потеряла научного значения.

В XX в. данные по анатомии лепестков нередко появляются, как и раньше, в работах по анатомии и морфологии вообще (Александров, Александрова, 1935; Александров, Савченко, 1951, и мн. др.).

Большой интерес представляют проводимые последние три десятилетия исследования явления отражения лепестками ультрафиолетовых лучей (УФ). A. Horovitz, Y. Cohen (1972) фотографировали цветки 26 диких видов из Восточного Средиземноморья и трех культурных видов крестоцветных через фильтр, не пропускающий видимый свет, но пропускающий УФ. На фотографиях в местах отражения лепестками УФ получались черные пятна. У большинства видов УФ отражались средней частью венчиков, т. е. вблизи нахождения нектара и пыльцы, у некоторых также тычинками и пестиками. По-видимому, эта особенность цветков способствует нахождению насекомыми-опылителями нектара и пыльцы, поскольку их глаза различают УФ. Наибольшей способностью отражения УФ обладали ярко-желтые цветки, меньшей — светло-желтые и белые, почти не обладали ею пурпурные и лиловые цветки. W. R. Thompson (1972) обнаружил в УФ пятнах лепестков флавонольные пигменты, ответственные за это явление. В дальнейшем появился еще ряд работ по данному вопросу. D. M. Joel с сотрудниками (1985) описал УФ узор в ловчих органах 8 видов насекомоядных растений. По-видимому, этот узор является механизмом привлечения насекомых-жертв, сходный с тем, который имеется у других видов растений для привлечения насекомых-опылителей.

В последние 3 десятилетия внимание ряда исследователей привлекает специально устьичный аппарат лепестков. Обычно исследуется ряд видов, относящихся к той или иной систематической единице, отмечается отсутствие устьиц на лепестках одних видов и наличие их у других (Watson, 1962; Stubbe, Francis, 1971; Mathew, Shah, 1981, и др.), определяется их число на единицу площади лепестка. L. Watson (1962) отметил, что устьица лепестков исследованных им видов сем. *Epacridaceae*, по-видимому, не функционируют, что позднее было экспериментально доказано на орхидеях (Hew et al., 1980). Ряд исследователей отмечают разнообразие типов строения устьиц нередко у одного и того же вида и одного и того же лепестка, что затрудняет использование этого признака в систематике (Shah, Capal, 1969; Shrish et al., 1965; Shah, Kothari, 1975; Mathew, Shah, 1981, и др.).

Материал и методика исследования

Материал собирали в Подмосковье и московских ботанических садах. Шесть видов, помеченных в таблице буквой «К», собраны в Восточном Крыму (пос. Планерское). Эпидерма лепестков в свежем виде прозрачна, если по лепестку, слегка надавливая, провести плоской стороной скальпеля, поэтому ее можно было просматривать и подсчитывать устьица под микроскопом на временных препаратах в воде. То же относится и к материалу, хранившемуся в 75%-ном спирте. Для подсчета устьиц в листьях кусочки их предварительно просветляли в 20%-ном КОН пополам со спиртом.

Результаты исследования

У 24 видов двудольных совсем нет устьиц на лепестках (см. таблицу). У 10 видов они имеются. Из них у 5 устьица на лепестках единичные, встречающиеся на разных частях венчиков. У 4 видов редкие устьица расположены только или преимущественно близ кончика лепестков, а у одного вида (*Ipomoea purpurea*) единичные устьица встречаются только на трубке венчика. У трех видов однодольных довольно большое число устьиц на лепестках, однако оно все же в 2—3 раза меньше, чем на листьях тех же видов. У одного из этих видов устьица найдены только в нижней половине венчика, а у другого в нижней половине их значительно больше, чем в верхней. У остальных четырех видов однодольных обнаружено значительно меньшее число устьиц. При этом у одного из них (*Allium schoenoprasum*) устьица расположены только вдоль средней жилки в 1—3 прерывающихся ряда. Кожевников (1882) также отмечает, что устьица на лепестках встречаются не у всех видов, а там, где встречаются, часто располагаются по-разному у разных видов и в меньшем числе, чем на листьях.

Устьица на лепестках, по-видимому, встречаются чаще и в большем количестве у однодольных, чем у двудольных, о чем пишет и Кожевников.

На листьях устьиц у всех изученных видов больше, чем на лепестках (см. таблицу). У разных видов двудольных расположение устьиц на листьях однотипно (конечно, с некоторыми вариациями). Эта однотипность давно общеизвестна: обычно к верхушке листа и к краям устьица расположены несколько гуще, чем в остальных местах. У однодольных расположение устьиц иное (продольными рядами), но также однотипное у разных видов. Эта однотипность связана с важнейшей ролью, которую устьица играют в газообмене, фотосинтезе и транспирации. На лепестках, как описано выше, устьиц или нет, или их гораздо меньше, чем на листьях, и расположены они у разных видов различно. Уже одно это свидетельствует, что устьицам лепестков разных видов не свойственны однотипные и притом важнейшие функции.

Как известно, фотосинтез в листьях связан с содержанием в их клетках (в частности, в замыкающих клетках устьиц) хлоропластов с локализованным в них хлорофиллом. M. Shaw (1958) у полученных им целиком albino-форм ячменя обнаружил под флуоресцентным микроскопом только следы хлорофилла в пластидах замыкающих клеток устьиц листьев и в связи с этим очень слабые фотосинтез и транспирацию в них. Еще Кожевников (1882) отмечал, что лепестки многих растений могут развиваться нормально в отсутствие света (ссылаясь на опыты Сакса, Розанова и Аскенази), что свидетельствует об утере ими признака фотосинтезирующих органов. Наоборот, зеленые листья не способны нормально развиваться в отсутствие света. Этот же автор указывает, что внутренняя звездчатая паренхима лепестков многих видов редко содержит даже следы хлорофилла, а встречающиеся у некоторых видов в эпидерме лепестков

Числа устьиц на лепестках и листьях

Вид, семейство	Лепестки, число устьиц на 1 мм^2		Листья, число устьиц на 1 мм^2	
	нижняя ** сторона	верхняя сторона	нижняя сторона	верхняя сторона
Calla palustris L. (*Araceae*)*	31±4.691, по всему лепестку	0	67±2.846	20±3.281
Allium schoenoprasum L. (*Hyacinthaceae*)	14±2.589, 1—3 ряда по главной жилке	0	64±5.879	Листья трубчатые
Convallaria majalis L. (*Convallariaceae*)	7±0.490, по всему лепестку	0	36±3.536	Единичные
Muscari botryoides L. Mill. (*Hyacinthaceae*)	34±3.465, в нижней половине, выше 0	Единичные	41±2.236	35±2,459
Lilium umbellatum (*Liliaceae*)	14±2.589, по всему лепестку	Единичные	71±3.873	41±2.000
Tulipa orientalis (*Liliaceae*)	28±6.403, в нижней половине, в верхней единичные	Единичные	37±1.747	30±2.024
Narcissus poeticus L. (*Amaryllidaceae*)	Единичные, по всему лепестку	0	40±3.305	35±1.715
Cerastium bibersteinii DC. (*Caryophyllaceae*)	0	0	35±3.106	11±0.546
Silene alba (Mill.) E. Krause (*Caryophyllaceae*)	0	0	117±5.649	20±1.646
Dianthus fischeri Spreng. (*Caryophyllaceae*)	0	0	74±6.558	65±3.866
Nymphaea candida Presl. (*Nymphaeaceae*)	19±3.066 от верхушки до 1.5 мм, ниже 0 (наружн. круг)	0	0	304±4.919
Ranunculus sp. (*Ranunculaceae*)	0	0	73±3.899	15±0.456
Paeonia albiflora Pall. (*Paeoniaceae*)	0	0	71±3.785	0
Papaver anomalum Fedde (*Papaveraceae*)	Единичные по всему лепестку	Единичные	45±2.728	20±2.846
Barbarea vulgaris R. Br. (*Brassicaceae*)	0	0	236±4.242	125±2.589
Matthiola incanna R. Br. (*Brassicaceae*)	18±2.846 по всему лепестку	0	44±4.180	23±2.589
Philadelphus coronarius L. (*Saxifragaceae*)	0	0	88±3.564	0
Rosa cinnamomea L. (*Rosaceae*)	0	0	178±2.626	0
Crataegus sanguinea Pall. (*Rosaceae*)	0	0	158±5.059	0
Malus domestica Borkh. (*Rosaceae*)	0	0	136±1.466	0
Cerasus vulgaris Mill. (*Rosaceae*)	0	0	256±1.466	0
Fragaria moschata Duch. (*Rosaceae*)	0	0	96±4.012	0
Potentilla anserina L. (*Rosaceae*)	0	0	456***	0
Malva moschata L. (*Malvaceae*), К	0	0	252±3.342	183±3.164
Hypericum perforatum L. (*Guttiferae*)	0	0	281±8.223	0
Chamerion angustifolium (L.) Scop. (*Onagraceae*)	0	0	374±2.386	0
Syringa vulgaris L. (*Oleaceae*)	Единичные по всему лепестку	0	300±2.785	23±3.170
Menyanthes trifoliata L. (*Menyanthaceae*)	13±1.642 у верхушки, в середине единичные, ниже 0	0	86±3.066	38±3.813
Ipomoea purpurea (L.) Roth (*Convolvulaceae*), К	Единичные только на трубке венчика	0	148±3.271	58±1.932

Продолжение

Вид, семейство	Лепестки, число устьиц на 1 мм²		Листья, число устьиц на 1 мм²	
	нижняя ** сторона	верхняя сторона	нижняя сторона	верхняя сторона
Linaria vulgaris Mill. (*Scrophulariaceae*)	Единичные по всему лепестку	0	154±2.275	0
Salvia splendens Ker.-Gawl. (*Labiatae*), К	0	0	308±2.757	0
Knautia arvensis (L.) Coult. (*Dipsacaceae*)	0	0	87±4.099	32±4.211
Campanula persicifolia L. (*Campanulaceae*)	14±1.265 у верхушки, ниже 0	Единичные у верхушки	202±4.637	0
Leucanthemum vulgare Lam. (*Asteraceae*)	0	0	35±5.165	39±3.550
Cichorium intybus L. (*Asteraceae*)	0	0	125±4.645	116±3.788
Taraxacum officinale Web. ex Wigg. (*Asteraceae*)	0 (наружный круг лепестков)	0	161±5.148	109±3.280
Aster lanceolatum Willd. (*Asteraceae*), К	0	0	44±2.086	24±1.703
Cosmos bipinnatus Cav. (*Asteraceae*)	0	0	129±3.347	127±3.077
Calendula officinalis L. (*Asteraceae*), К.	4—6 в среднем зубчике, ниже 0	0	84±2.145	74±2.683
Tagetes patula L. (*Asteraceae*),К	Единичные по всему лепестку	0	151±3.701	78±1.369
Saintpaulia ionantha H. Wind. (*Gesneriaceae*)	0	0	33±2.245	0

* У *Calla palustris* изучали «покрывало».

** Или соответственно наружная и внутренняя стороны у спайнолепестных.

*** Ввиду огромного числа устьиц и опушения точный подсчет затруднен.

и внутренней паренхиме иного типа хлоропласты часто бледно- или желто-зеленого цвета. Позднее J. M. Stubbe, M. J. O. Francis (1971), изучая с помощью светового и электронного микроскопов лепестки розы сорта Ledy Seton, не обнаружили в их клетках хлоропластов. Естественно было предположить, что и к фотосинтезу лепестки розы не способны. Наконец, C. S. Hew с сотрудниками (1980) экспериментально доказал неспособность лепестков 9 видов из 9 родов тропических орхидей к фотосинтезу. Они нашли, что устьица лепестков этих орхидей содержат пластидоподобные, но бесцветные тела. Отсутствие TNBT реакции этих тел в устьицах и других частях лепестков свидетельствует, что они не способны к фотосинтезу; на поведение устьиц в лепестках не действовали изменение концентрации CO_2, относительной влажности воздуха, обработка абсцизовой кислотой. Транспирация лепестков была низка и сравнима с кутикулярной транспирацией верхней поверхности листьев тех же видов, на которой у изучаемых орхидей не было устьиц.

Растения исследуемых нами 24 видов, у которых совсем нет устьиц на лепестках (см. таблицу), а также ряд других подобных видов, описанных в литературе, нормально растут, развиваются, цветут и плодоносят. Те виды, у которых имеется небольшое число нефункционирующих или слабо функционирующих устьиц на лепестках, также живут вполне благополучно. Очевидно, устьичный аппарат лепестков является признаком, для них бесполезным, как и для растения в целом, и он, вероятно, представляет собой рудимент когда-то полноценного функционирующего устьичного аппарата.[1] Наблюдающееся разнообразие в числе и расположении устьиц лепестков (там, где они имеются), по-видимому, связано лишь с особенностями химизма, теми или иными физиологическими свойствами, разными у различных видов растений. У лепестков же появились и эволюционно развились иные важные структуры и функции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Александрова С. Г. Анатомия цветка, плода и семени горохов // Тр. по прикл. бот., ген., сел. Сер. 3. 1935. № 9. С. 7—152. — *Александров В. Г., Савченко М. И.* Об особенностях истории развития плода и семени семейства сложноцветных // Тр. ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 7. 1951. Вып. 2. С. 5—98. — *Кожевников Д.* Об анатомическом строении лепестковидных цветковых покровов // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. 1882. Т. 8, вып. 1, 2. С. 1—199. — *Chatin A.* Sur la structure anatomique des pétales, comparée à celle des feuilles, une consécuence physiologique des faits observés. Resumé furni par l'auteur // Bul. Soc. Bot. France. 1861. T. 8. P. 22—23. — *Hew C. S., Lee Q. L., Wong S. O.* Occurrence of non functional stomata in flowers of tropical orchids // Ann. Bot. 1980. Vol. 46, N 2. P. 195—201. — *Horovitz A., Cohen Y.* Ultraviolet reflectance characteristics in flowers of crucifers // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59, N 7. P. 703—706. — *Joel D. M., Juniper B. E., Dafni A.* Ultraviolet patterns in the traps of carnivorous plants // New Phytol. 1985. Vol. 101, N 4. P. 583—585. — *Mathew L., Shah G. L.* Structure and ontogeny of stomata on the vegetative and floral organs in nine species of *Verbena* // Proc. Indian acad. Sci. (Plant Sci.). 1981. Vol. 90, N 5. P. 485—497. — *Shah G. L., Capal B. V.* Ontogeny of stomata on the foliar and floral organs of some species on *Crotalaria* L. // Ann. Bot. 1969. Vol. 33, N 131. P. 153—160. — *Shah G. L., Kothari N. J.* Observation of stomata and hairs on vegetative and floral organs in the tribe *Trifolieae* (family *Papilionaceae*) // Austral. J. Bot. 1975. Vol. 23, N 1. P. 111—122. — *Shaw M.* The physiology of stomata. II. The apparent absence of chlorophyll, photosynthesis and a normal response to light in the stomatal cells of an albino-barley // Can. J. Bot. 1958. Vol. 36, N 5. P. 575—599. — *Shrish G., Gupta G., Palival S., Gupta M.* The development of stomata in vegetative and reproductive organs of *Bupleurum tenue* Buch. Ham. ex D. Don // Ann. Bot. 1965. Vol. 29. P. 645—654. — *Stubbe J. M., Francis M. J. O.* Electronmicroscopical studies of rose petal cells during flower maturation // Planta medica. 1971. Bd 20, Hf 3. S. 211—218. — *Thompson W. R.* Flavonol pigments responsible for ultraviolet absorption in nectar guide of flower // Science. 1972. Vol. 177, N 4048—4049. P. 228—300. — *Watson L.* The taxonomic significance of stomatal distribution and morphology in *Epacridaceae* // New Phytol. 1962. Vol. 61. P. 36—40.

Всесоюзный институт
научной и технической информации АН СССР,
Москва.

Получено 13 I 1988.

УДК 582 : 582.772.2

Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

А. И. Погосян

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ *ALLIUM CALLIDICTYON* (*ALLIACEAE*)

A. I. POGOSIAN. CYTOTAXONOMIC STUDY OF *ALLIUM CALLIDICTYON* (*ALLIACEAE*)

Приведено описание двух популяций редкого вида *Allium callidictyon* из Нахичеванской АССР. На основе изучения данных популяций освещаются некоторые вопросы систематики, экологии и биологии этого вида. Впервые излагаются результаты морфометрического анализа кариотипа *A. callidictyon*.

Allium callidictyon C. A. Mey. ex Kunth ранее включали в состав секции *Scorodon* C. Koch (Wendelbo, 1971; Stearn, 1980), в последнее время он перенесен некоторыми авторами (Garbari et al., 1979; Kollomann, 1984) в состав недавно установленной F. Vallsecchi (1974) секции *Brevispatha* Valsecchi emend. Garbari et al. Исследование кариотипа *A. callidictyon* необходимо для дальнейшего сравнения этого вида с остальными видами секций *Brevispatha* и *Scorodon* с целью оценки таксономической ценности данного перемещения.

---

[1] Кожевников (1882) писал, что устьицам лепестков, возможно, свойственна функция гидатод. С этим едва ли можно согласиться, поскольку в настоящее время доказано, что в бесхлорофильных частях растений даже транспирация сильно ослаблена.

Материал и методика

Материал для исследований (гербарий, семена, луковицы) собран во время экспедиций 1985, 1987 гг. в Джульфинский и Ордубадский районы Нахичеванской АССР. Хромосомы изучали в меристеме кончиков корней, которые обрабатывали по 2 ч в 0.2%-ном водном растворе колхицина и 0.002 М растворе 8-оксихинолина. Фиксация по Батталья (5 : 1 : 1 : 1). Окраска по Фёльгену. Раздавливание корней в 45%-ной уксусной кислоте. Препараты заключали в бальзам после проводки через бутиловый спирт и ксилол.

Классы хромосом приняты в соответствии с предложенными уточнениями (Агапова, Гриф, 1982): метацентрические с центромерным индексом $I^c = 50.0$—37.5; субметацентрические, $I^c = 37.4$—25.0; субакроцентрические, $I^c = 24.9$—12.5; акроцентрические, $I^c = 12.4$—0.

Результаты и обсуждение

A. callidictyon описан К. А. Мейером из Северного Ирана (окр. г. Хой). Полиморфный вид, варьирующий по окраске и степени изорванности долей околоцветника. Наиболее типичные образцы этого вида имеют цельные доли околоцветника (рис. 1, *Б*). К данному виду близок *A. lacerum* Freyn, который P. Wendelbo (1971) низводит в синонимы *A. callidictyon* на основании большого сходства их ареалов, указывая, что признак большей или меньшей разорванности долей околоцветника не имеет решающего значения для признания видовой самостоятельности *A. lacerum*.

Согласно Wendelbo (1971) и F. Kollomann (1984), ирано-анатолийский материал сильно варьирует по окраске (от беловатой до розовой) долей околоцветника и степени их изорванности (от цельных до сильно изорванных). Отметим, что *A. callidictyon* имеет еще две формы — *A. incisum* Fomin и *A. peroninianum* Aznav, — которые принимаются Kollomann (1984) как самостоятельные виды. По А. Фомину (Фомин, Воронов, 1909), *A. incisum* близок к *A. lacerum*, последний, как уже отмечалось, включен в объем *A. callidictyon*. *A. incisum* известен только из одного местообитания — Восточной Анатолии, Карса, в 5 км от Каракурта. Таксономический статус этого вида недостаточно ясен, требуются новые подтверждающие сборы и дальнейшие исследования. Вышесказанное полностью относится и к *A. peroninianum*.

Согласно Kollomann (1984), *A. callidictyon*, *A. incisum*, *A. peroninianum* и близкий к ним *A. cupanii* Rafin. образуют группу близкородственных видов, которую можно трактовать как агрегат. Это габитуально схожие виды, дифференцирующиеся в основном по характеру раскрывания и форме покрывала (одно- или двустворчатое, длинное или короткое, опадающее или остающееся, разрывающееся только в верхней части). Здесь необходимо отметить, что в данном случае различия, связанные с характером раскрывания покрывала, приобретают важное диагностическое значение. Известно, что большинство коллекторов, как правило, не разрезают луковицу на части при закладывании луков для прессования и сушки. В результате экземпляры с неразрезанными луковицами продолжают расти и развиваться, что под давлением пресса приводит к неспецифическим разрывам покрывала. Как следствие, в гербарной коллекции появляются нетипичные экземпляры, которые могут быть неправильно определены. Поэтому форму покрывала, способ его раскрывания, опа-

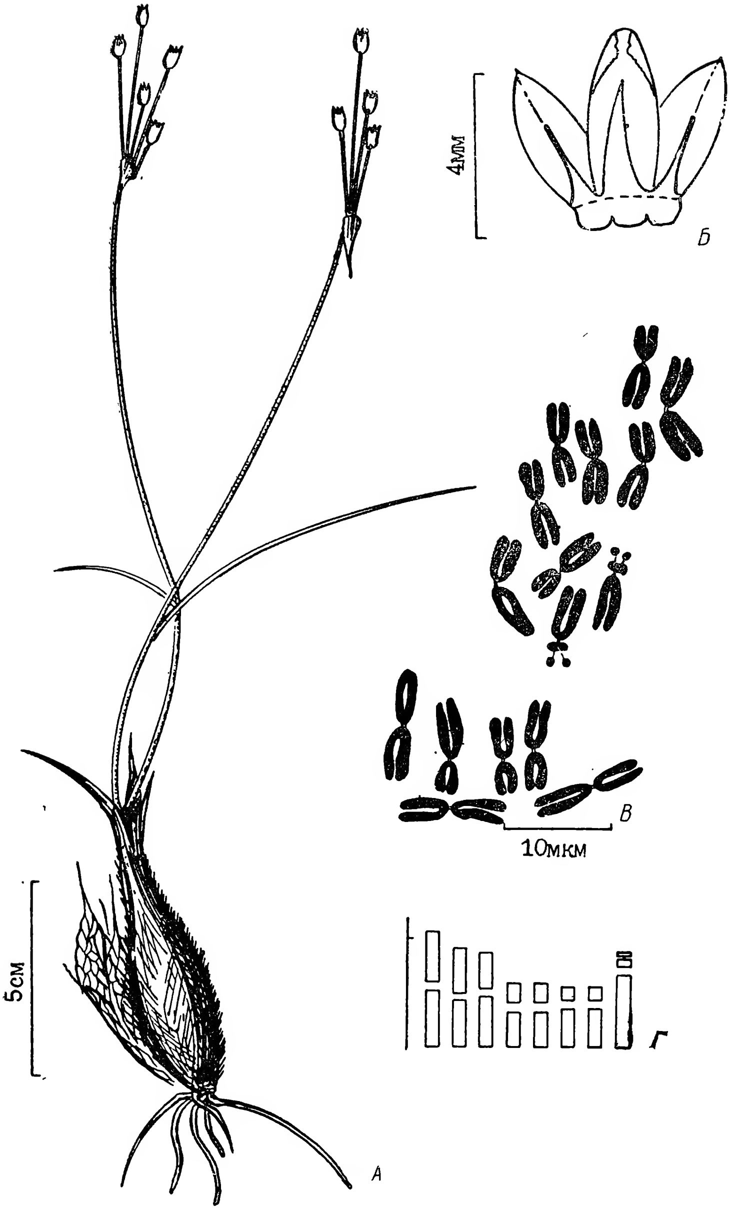


Рис. 1. *Allium callidictyon*.

А — экземпляр джульфинской популяции (Нахичеванская АССР), Б — околоцветник, В — хромосомный набор, Г — кариограмма.

дающее оно или остающееся необходимо изучать на живых растениях в природных условиях.

Как считают некоторые авторы (Wendelbo, 1971; Garbari et al., 1979; Kollomann, 1984), *A. callidictyon* является параллельной вариацией *A. cupanii*. Это более ксерофильный вид, чем *A. cupanii*, от последнего отличается более крупной луковицей, почти до основания разорванным покрывалом, более малоцветковым соцветием, колокольчатым околоцветником с беловатыми, зеленовато-белыми, слегка желтоватыми, розовато-белыми, менее крупными продолговато-ланцетными, острыми наружными долями, внутренние доли околоцветника нередко туповатые, б. м. разорванные, тычиночные нити внутренних тычинок широкотреугольные (рис. 1, *А*, *Б*).

Ареал *A. callidictyon* от западной части Внутренней Анатолии простирается до восточных ее границ, далее через Северный Ирак и Северо-Западный Иран данный вид по долине р. Аракс проникает в Южное Закавказье. Самое северное местообитание *A. callidictyon* обнаружено в Армении: АрмССР, Даралагяз, левый склон долины р. Арпа, в устье реки Койтур-су (ныне р. Элегис), 27 VII 1928, И. и А. Щукины, ERE 17 886. Вышеуказанное местообитание *A. callidictyon* (рис. 2) — единственное в Армении, других подтверждающих сборов не имеется. Поиски этого вида по указанной этикетке не увенчались успехом, поэтому *A. callidictyon* исследовался мною на материале из Нахичеванской АССР, где этот вид встречается в Ордубадском и Джульфинском районах. Здесь *A. callidictyon* обитает в нижнем горном поясе, в предгорьях на высоте 1000—1200 м над ур. м. Распространен на сероземах, в фитоценозах пустынного типа. Ниже приводим список основных доминирующих видов, характерных для склонов горы Дарры-даг (окр. г. Джульфы). *A. callidictyon* характерен здесь для гипсоносных склонов с участием мелких кустарниковых солянок: *Salsola cana* C. Koch, *S. glauca* Bieb., *S. macera* Litv. и др., *Astragalus caraganae* Fisch. et C. A. Mey., *A. brachycarpus* Bieb., *A. cancellatus* Bunge, *Acantholimon quinquelobum* Bunge, *Jaubertia szovitsii* (DC.) Takht., *Roemeria alternifolia* (Labill.) Britten, *Tanacetum canescens* DC., *Acantholepis orientalis* Less., *Stachys fruticulosa* Bieb., *Thesium szovitsii* DC., *Andrachne rotundifolia* C. A. Mey., *Moltkia coerulea* (Willd.) Lehm., *Diarthron vesiculosum* (Fisch. et C. A. Mey.) C. A. Mey., *Salvia limbata* C. A. Mey., *Polygala hohenackerana* Fisch et C. A. Mey. и др. Из других видов луков на данном участке нами обнаружен *A. scabriscapum* Boiss. et Kotschy, желтоцветковый лук из секции *Rhizirideum*. Последний встречается так же обильно, как и *A. callidictyon*, и также имеет сетчато-волокнистые наружные влагалища луковиц. Данный вид зацветает несколько раньше, чем *A. callidictyon*, — в конце июня—начале июля.

A. callidictyon растет обычно небольшими группами из нескольких особей в виде густых пучков. Цветет в конце августа—начале сентября. Листья засыхают задолго до появления цветков. Во время цветения куртины этого вида образуют беловатые пучковатые скопления сухих листьев. Как уже отмечалось, *A. callidictyon* хорошо приспособлен к сухим местообитаниям, его луковицы надежно защищены от высыхания толстым слоем мочалообразных сетчато-волокнистых наружных влагалищ, однако они неглубоко погружены в почву. При вымывании почв весенними дождями и при ветровой эрозии (ветры здесь постоянны почти в течение всего года) луковицы *A. callidictyon* нередко частично или полностью обнажаются или даже вырываются из почвы. Казалось, такие особи должны неминуемо погибнуть, однако в большинстве случаев этого не происходит. Вырванные из почвы особи еще длительное время сохраняют жизнеспособность. Мочалообразные, сетчато-волокнистые наружные слои влагалищ луковиц обладают исключительной гигроскопичностью, способны активно впитывать, долго сохранять влагу и тем самым поддерживать жизнедеятельность луковиц довольно длительное время. Затем такие луковицы рассеиваются ветром, легко укореняются, занимая новые местообитания. Ветровое распространение луковиц ранее было отмечено L. Ekberg (1970) у *A. stockianum* Boiss., произрастающего в полупустынных районах Афганистана. Согласно автору, данный вид довольно широко распространился при помощи ветра по принципу «перекати поле» после вырывания луковиц из почвы при вымывании дождями и при ветровой эрозии.

Семенное размножение *A. callidictyon* обычно ограничено, так как этот вид имеет малоцветковое соцветие, состоящее из 4—5, реже 7 цветков, поэтому ветровое рассеивание луковиц этого вида играет немаловажную роль в коло-

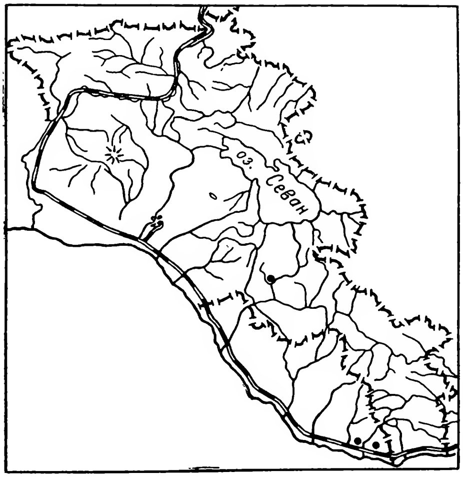


Рис. 2. Распространение *Allium callidictyon* в Армении и Нахичеванской АССР.

низации новых территорий. В изученных популяциях довольно обычны особи с двумя цветоносами, что увеличивает семенную репродукцию почти вдвое. Особи с двумя цветоносами отмечены и Wendelbo (1971).

Число хромосом *A. callidictyon* 2n=16 впервые установлено А. Г. Араратяном и Ц. Р. Тонян (1945) на материале с территории Армении, однако в их работе, к сожалению, не указывается точное местонахождение изученных образцов, что значительно обесценивает полученные ими данные. Как уже отмечалось, в Гербарии Института ботаники АН АрмССР имеется всего один гербарный лист *A. callidictyon* с территории Армении, другие подтверждающие сборы отсутствуют, трудно достоверно установить, на каком именно материале определено число хромосом, приводимое вышеуказанными авторами.

Кариологическое изучение *A. callidictyon* мы проводили на материале из Нахичеванской АССР. Ниже приводятся места сборов и номера гербарных листов цитологически исследованных образцов.

Изученные образцы: НахАССР, Джульфинский р-н, окр. Джульфы, гора Дарры-даг, 28 VI 1986, Н. Ханджян, ERE 131916; НахАССР, Ордубадский р-н, окр. Ордубада, 28 VI 1986, Н. Ханджян, ERE 132508.

Общая характеристика исследованных хромосомных наборов *A. callidictyon* и результаты морфометрического анализа основных параметров хромосом данного вида представлены в табл. 1, 2 и на кариограмме (рис. 1, *Г*).

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная характеристика соматических хромосом *A. callidictyon* (в пересчете на гаплоидный набор)

Хромосомная пара	Длина плеча, мкм	Общая длина хромосом, мкм	Центромерный индекс, %
I	5.57—5.75	11.32	49.20
II	5.00—5.13	10.13	49.35
III	4.00—5.50	9.50	42.35
IV—V	2.68—3.25	5.93	45.19
VI—VII	2.36—3.31	5.67	41.67
VIII	1.37—6.13 s=1.30	7.50	18.26

В хромосомном наборе *A. callidictyon* имеются 7 пар (I—VII) симметричных и одна пара (VIII) асимметричных хромосом. I пара — метацентрическая, наиболее длинная в наборе; II пара — метацентрическая, более короткая; III пара — метацентрическая, короткая, менее симметричная; остальные четыре пары (IV—VII) метацентриков можно разделить на две более дробные подгруппы с разной степенью симметричности: в первую подгруппу входят две пары (IV, V) метацентриков с более высокой степенью симметричности, во вторую — также две пары (VI, VII) метацентриков с более низкой степенью симметричности. Выделенные нами в две подгруппы вышеуказанные 4 пары (IV, V и VI, VII) метацентриков наиболее обоснованно рассматривать как две подгруппы гомеоморфных метацентриков разной степени симметричности и длины без выделения индивидуальных гомологичных пар. Указанный на кариограмме (рис. 1, *Г*) порядок расположения хромосомных пар внутри каждой из выделенных подгрупп гомеоморфных метацентриков в значительной мере условен, так как различия внутри выделенных подгрупп настолько незначительны, что место этих пар метацентрических хромосом может меняться за счет разной степени спирализации, несмотря на то что мы при анализе выделяли метафазные пластинки с определенными пределами индекса спирализации. Отметим, что в табл. 1 приводятся средние параметры для каждой из выделенных подгрупп. Наконец, совершенно четко уже при визуальном наблюдении в микроскоп выделяется последняя (VIII) пара спутничных субакроцентрических хромосом, это, как правило, самые асимметричные хромосомы в наборе с небольшими спутниками, прикрепленными к короткому плечу.

ТАБЛИЦА 2

Центромерные индексы (%)

Вид	Хромосомная пара							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
A. callidictyon	49.20	49.35	42.10	45.19	45.19	41.62	41.62	18.26
A. cupanii	42.29	45.45	46.66	43.24	43.19	44.12	49.07	17.24

Таким образом, в кариотипе *A. callidictyon* достоверно идентифицируются 3 пары (I, II, III) метацентрических хромосом, из них особенно четко выделяются третья пара со значительно более низким центромерным индексом и восьмая пара спутничных гомологов. Отношение метацентрических (симметричных) и субакроцентрических (асимметричных) пар хромосом составляет 7 : 1, следовательно, *A. callidictyon* имеет достаточно четко выраженный симметричный кариотип (рис. 1).

Как отмечалось, *A. callidictyon* относится к комплексу родства *A. cupanii*, распространенному в Средиземноморье: Северной Африке, Центральной Италии, Северной Греции, Албании, Южной Югославии, Болгарии, Западной и Южной Анатолии. Некоторые формы *A. cupanii* одни авторы рассматривают в ранге подвидов, другие признают независимыми, самостоятельными видами. W. Stearn (1978, 1980) различает 3 подвида: subsp. *cupanii*, subsp. *hirtovaginatum* (Kunth) Stearn, subsp. *anatolicum* Stearn. Последний подвид Kollomann (1984) низводит в синонимы *A. cupanii* subsp. *hirtovaginatum*, тогда как Garbari et al. (1979) рассматривают *A. cupanii* subsp. *cupanii* и subsp. *hirtovaginatum* как самостоятельные викарирующие виды *A. cupanii* Rafin. и *A. hirtovaginatum* Kunth. К родству *A. cupanii* относятся также несколько узколокальных видов, недавно описанных из Средиземноморского бассейна: *A. lojaconoi* Brullo, Lanfranco et Pavone (Мальтийский архипелаг: острова Мальта, Гоцо, Камино и др.), *A. greuteri* Brullo et Pavone (Северная Киренаика, Ливия, окр. Вади-эль-Баб), *A. lopadusanum* Bartolo, Brullo et Pavone (Сицилия, Лампедуза, окр. с. Мадонна). Вышеуказанные виды недавно описаны итальянскими ботаниками S. Brullo, E. Lanfranco, P. Pavone (1981), Brullo, Pavone (1983), G. Bartolo, Brullo, Pavone (1986). Вероятно, это новообразования, возникающие при интенсивном формообразовательном процессе.

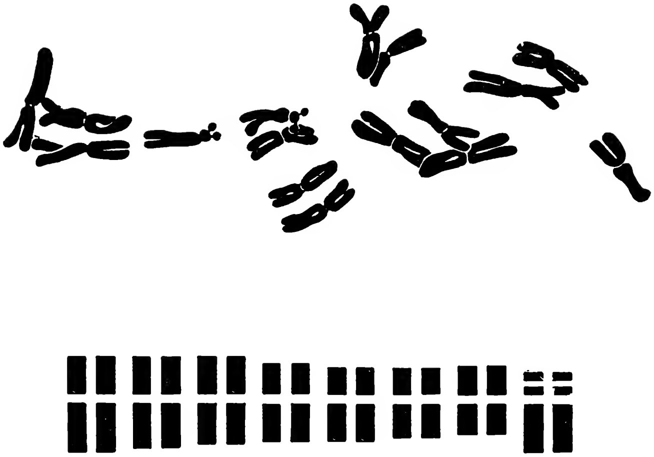


Рис. 3. Хромосомный набор и кариограмма *Allium cupanii* (по: Garbari et al., 1979).

В литературе имеются несколько сообщений о хромосомных числах *A. cupanii* и *A. hirtovaginatum*. У вышеуказанных видов преобладает соматическое хромосомное число 2n=16, однако имеются указания на 2n=14 для *A. hirtovaginatum* и 2n=32 для *A. cupanii* (Garbari et al., 1979). Согласно этим авторам, анеуплоидная форма с 2n=14 возникла в результате потери одной пары метацентрических хромосом, а тетраплоидная форма (2n=32) сильно отличается от диплоидной (2n=16) и имеет аллоплоидное происхождение. Интересно отметить, что И. В. Чешмеджиев (1973) на материале с территории Болгарии указывает на значительный полиморфизм *A. cupanii* по числу хромосом — n=7, 8, 9.

Согласно Garbari et al. (1979), хромосомный набор диплоидной формы *A. cupanii* имеет 14 метацентрических хромосом разной степени симметрии и 2 субакроцентрических, спутничных с точечными спутниками на коротком плече. Вышеуказанными авторами приводится следующая хромосомная формула: $2n=14m+2st^s$. Согласно предложенным уточнениям морфологических классов хромосом (Агапова, Гриф, 1982), спутничная пара хромосом данного вида является субакроцентрической, а не субтелоцентрической, как отмечают авторы. Соотношение симметричных и асимметричных хромосом в наборе данного вида равно 7 : 1 (рис. 3).

На основании приведенной в работе Garbari et al. (1979) кариограммы диплоидной формы *A. cupanii* мною вычислены центромерные индексы для хромосомных пар данного вида (табл. 2); они сопоставлены с индексами, полученными для *A. callidictyon* на нашем материале из Южного Закавказья (НахАССР, Джульфа, гора Дарры-даг). Сравнение показывает, что кариотипы *A. callidictyon* и *A. cupanii* обладают выраженной кариотипической индивидуальностью и одновременно имеют морфологические черты, характерные для видов общего круга родства. В хромосомном наборе этих видов имеется одинаковое число метацентрических (7 пар) и субакроцентрических спутничных (1 пара) хромосом. Однако у каждого из вышеуказанных видов метацентрические хромосомы в кариотипе распределены совершенно по-разному. У *A. callidictyon* наиболее длинная в наборе (I пара) является наиболее симметричной, тогда как у *A. cupanii* наиболее симметричной является самая короткая (VII) пара метацентрических хромосом. Имеются значительные различия в степени симметрии II, III, IV, V, VI пар метацентрических хромосом (табл. 2).

Таким образом, несмотря на многие черты внешнеморфологического и кариотипического сходства с *A. cupanii*, изученный нами *A. callidictyon* является хорошо очерченным видом, обособление которого происходило в условиях усиливающейся аридизации, о чем свидетельствуют общий габитус, низкорослость, малоцветковость, опушение листовых влагалищ, развитие сетчато-волокнистых влагалищ луковиц и ветрового рассеивания луковиц.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аганова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1280—1284. — *Араратян А. Г., Тонян Ц. Р.* Числа хромосом некоторых видов рода *Allium* L. // ДАН АрмССР. 1945. Т. 2, № 5. С. 141—143. — *Фомин А., Воронов Ю.* Определитель растений Кавказа и Крыма. Тифлис, 1909. Т. 1. С. 52—54. — *Чешмеджиев И. В.* К цитотаксономическому исследованию некоторых болгарских видов рода *Allium* // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 5. С. 864—873. — *Bartolo G., Brullo S., Pavone P. Allium lopadusanum* (*Liliaceae*), a new species from Lampedusa (Sicily) // Wildenowia. 1986. Vol. 16, N 1. P. 89—93. — *Brullo S., Lanfranco E., Pavone P. Allium lojaconoi* sp. nov. e sue affinita con *Allium parciflorum* Viv. // Webbia. 1981. Vol. 35, N 2. P. 296—306. — *Brullo S., Pavone P. Allium greuteri* sp. nov. (*Liliaceae*) from Cyrenaica and its relationships with the *Allium cupanii* group // Wildenowia. 1983. Vol. 13, N 1. P. 115—122. — *Ekberg L.* Studies in the genus *Allium*. III. Wind dispersal of the *Allium* bulbs // Bot. Notis. 1970. Vol. 123, N 1. p. 60—66. — *Garbari F., Greuter W., Miceli P.* The «Allium cupanii» group: a preliminary taxonomic, caryological and anatomical study // Webbia. 1979. Vol. 34, N 1. P. 459—480. — *Kollomann F.* The genus *Allium* L. // Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 98—212. — *Stearn W. T.* European species of *Allium* and allied genera of *Alliaceae*: a synonymic enumeration // Ann. Mus. Goulandris. 1978. Vol. 4. P. 83—198. — *Stearn W. T.* The genus *Allium* L. // Flora Europaea. London; New York, 1980. Vol. 5. P. 49—69. — *Valsecchi F.* Osservazioni embriologiche, sistematiche ed ecologiche su *Allium parciflorum* Viv. // Giorn. Bot. Ital. 1974. N 108. P. 81—93 (non vidi). — *Wendelbo P. Alliaceae* // Flora Iranica. Ed. K. H. Rechinger. Graz, 1971. Vol. 76. 100 p.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 25 V 1988.

УДК 582.998 : 576.312.3

Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

А. А. Нерсесян, Э. А. Назарова

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ *GUNDELIA TOURNEFORTII* (*ASTERACEAE*)

A. A. NERSESYAN, E. A. NAZAROVA. KARYOSYSTEMATIC STUDY OF *GUNDELIA TOURNEFORTII* (*ASTERACEAE*)

Проведено кариологическое исследование *Gundelia tournefortii* с целью уточнения его места в системе сем. *Asteraceae*. Приведены данные по морфологии хромосом. По числу хромосом (2n=18) род *Gundelia* сближается с подтрибой *Arctotinae*. Данные кариологических исследований указывают на своеобразие кариотипа *G. tournefortii* (наличие вторичных перетяжек на I и II паре метацентрических хромосом и крупных линейных спутников на субакроцентрических хромосомах), что может служить одним из доводов для признания самостоятельности трибы *Gundelieae*.

Единственный представитель рода *Gundelia* L. — *G. tournefortii* L. — выделяется среди сложноцветных своеобразием морфологических особенностей, из-за чего его место в системе семейства остается спорным. Ряд исследователей рассматривает род *Gundelia* в составе трибы *Arctotideae* в качестве подтрибы *Gundeliinae* (De Candolle, 1810; Lessing, 1832; Bentham, Hooker, 1876; Hoffmann, 1894; Васильченко, 1961; Поляков, 1967; Norlindh, 1977; Кирпичников, 1981). Другие признают монотипную трибу *Gundelieae* (Boissier, 1875; Тахтаджян, 1987; Камелин, 1987).

Ареал *G. tournefortii* находится в пределах Древнего Средиземноморья. В Армении проходит северная граница распространения этого вида. Здесь он

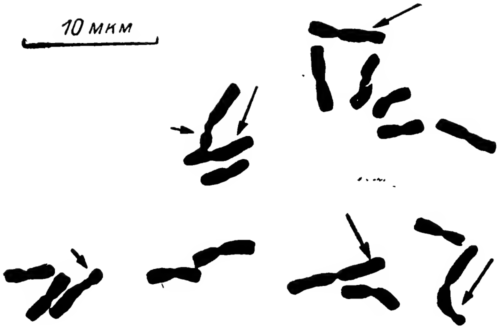


Рис. 1. Метафазная пластинка *Gundelia tournefortii*.

Длинными стрелками обозначены вторичные перетяжки, короткими — спутники.

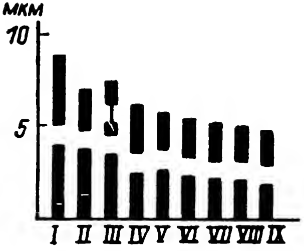


Рис. 2. Кариотип *Gundelia tournefortii*.

встречается лишь в Ереванском флористическом районе в предгорьях Араратской котловины на высоте 1300—1600 м над ур. м. на сухих каменистых и задерненных склонах.

Спорное положение рода *Gundelia* в системе сем. *Asteraceae* диктует необходимость его всестороннего изучения. В настоящем сообщении приводятся результаты кариологического исследования. Материал собран в окрестностях Еревана между селами Джрвеж и Вохчаберд 4 IX 1983 Э. Назаровой (ERE, № 134438).

Семянки *G. tournefortii* заключены в скорлупу, образованную сросшимися листочками обертки и пленками цветоложа, что затрудняет их прорастание. Высаживаются они в горшки с землей. Единичные семянки прорастают в течение 4—18 месяцев. Фиксацию производили при первом появлении семядольных листьев. В это время корешок уже достигает 10—12 см длины. Предобработку проводили 0.2%-ным раствором колхицина в течение 2 ч, затем фиксировали по Батталья (5 : 1 : 1 : 1), осуществляли холодный гидролиз в течение 20 мин и окрашивали реактивом Шиффа (1 ч). Давленые препараты после предварительного изучения переводили в постоянные. Промеры хромосом проводили на 10 метафазных пластинках, из них выбирали одну эталонную, близкую по своим параметрам к средним величинам. Центромерный индекс определяли по рекомендациям, данным в статье Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифа (1982).

Все просмотренные нами метафазные пластинки *G. tournefortii* характеризовались числом хромосом 2n=18. Это же число хромосом приводится в работах Y. Waisel (1962), T. Norlindh (1977), R. A. Al-Taey и M. Hossain (1984). Данные по морфологии хромосом *G. tournefortii* в литературе отсутствуют. Лишь в работе Al-Taey и Hossain (1984) указывается, что большинство хромосом — метацентрические и размеры их варьируют от 4 до 10 мкм.

Проведенные нами исследования показали, что кариотип *G. tournefortii* представлен 8 парами метацентрических и одной парой субакроцентрических хромосом. I и II пары метацентрических хромосом (I^c равен 49 и 40 соответственно) отличаются длиной, но обе пары имеют на длинном (дистальном) плече вторичную перетяжку. III пара — субакроцентрические хромосомы с $I^c = 14.2$ — характеризуется наличием на проксимальном плече крупного линейного спутника. Различия между IV—IX парами хромосом выражены не столь резко, длина хромосом в этой группе от 4.9 до 3.4 мкм, а центромерный индекс варьирует в пределах 42—49. Длина хромосом диплоидного набора составляет 87.4 мкм (рис. 1, 2).

Как нами отмечалось выше, род *Gundelia* многими исследователями сближается с трибой *Arctotideae* или включается в нее. Арктотисовые представлены

16—18 родами, включающими около 200 видов. Все они встречаются на африканском континенте, в основном в южной и центральной его частях, за исключением монотипного рода *Cymbonotus* Gaud., который произрастает в Австралии (Norlindh, 1977). Кариологически арктотисовые изучены недостаточно, лишь для почти 30 видов приводятся числа хромосом (ХЧЦР, 1969; Moore, 1973, 1977; Norlindh, 1977; Goldblatt, 1981, 1984).

Для подтрибы *Gorteriinae* приводятся 3 основных числа — $x=5$, 7 и 8. При этом наиболее часто встречаются виды с $2n=10$. Для большинства кариологически изученных видов из подтрибы *Arctotinae* характерно $2n=18$ и лишь один вид — *Haplocarpha rueppellii* (Sch. Bip.) Beauv. — характеризуется диплоидным числом $2n=30$ (Thulin, 1970).

По числу хромосом род *Gundelia* сближается с подтрибой *Arctotinae*. Однако сравнение с имеющимися в нашем распоряжении скудными сведениями о морфологии хромосом (рисунки метафазных пластинок) представителей данной подтрибы (Thulin, 1970; Fernandes, Queiros, 1971) свидетельствует о своеобразии кариотипа *G. tournefortii* (наличие вторичных перетяжек и пары крупных линейных спутников).

Таким образом, данные кариологических исследований могут служить одним из доводов для признания самостоятельности трибы *Gundelieae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1280—1284. — *Васильченко И. Т.* Род гунделия — *Gundelia* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 26. С. 862—863. — *Камелин Р. В.* *Gundelia tournefortii* (*Asteraceae*) — новинка флоры Памиро-Алая // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 7. С. 974—978. — *Кирпичников М. Э.* Порядок сложноцветные (*Asterales*) // Жизнь растений. Т. 5 (2). М.: Просвещение, 1981. С. 462—476. — *Поляков П. П.* Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата: Наука, 1967. 336 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 440 с. — *Хромосомные* числа цветковых растений. Сост. З. В. Болховских, В. Г. Гриф, О. И. Захарьева, Т. С. Матвеева. Л.: Наука, 1969. 927 с. — *Al-Taey R. A., Hossain M.* Studies in *Gundelia*. 1. A new species from Iraq // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1984. Vol. 42, N 1. P. 39—44. — *Bentham G., Hooker J. D.* Genera plantarum. London, 1876. Vol. 2, pt 2. P. 533—1279. — *Boissier E.* Flora orientalis. Geneve, 1875. Vol. 3. 1033 p. — *De Candolle A.* Observation sur les plantes Composées ou Syngeneses // Ann. Mus. d'Hist. nat. 1810. Vol. 16. P. 135—158. — *Fernandes A., Queiros M.* Contribution à la connaissance cytotaxinomique des *Spermatophyta* du Portugal. II. *Compositae* // Bol. Soc. Brot. Ser. 2a. 1971. Vol. 45. P. 5—121. — *Goldblatt P.* Index to plant chromosome numbers. 1975—1978. Michigan: Missouri Bot. Gard., 1981. 553 p. — *Goldblatt P.* Index to plant chromosome numbers. 1979—1981. Michigan: Missouri Bot. Gard., 1984. 427 p. — *Hoffmann O.* Compositae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Bd 4, Hf 5. S. 87—394. — *Lessing C.* Synopsis generum Compositarum. Berolini, 1832. 473 p. — *Moore R. J.* Index to plant chromosome numbers. 1967—1971. Utrecht, Netherlands, 1973. 539 p. — *Moore R. J.* Index to plant chromosome numbers. 1973—1974. Utrecht, Netherlands, 1977. 257 p. — Norlindh T. Arctoteae — systematic review // Eds V. H. Heywood, J. B. Harborne, B. L. Turner. The biology and chemistry of the *Compositae*. London etc., 1977. P. 943—959. — *Thulin M.* Chromosome numbers of some vascular plants from East Africa // Bot. notis. 1970. Vol. 123. P. 488—494. — *Waisel Y.* Ecotypic differentiation in the Flora of Israel // Bul. Res. Counc. Israel. Sect. D, Bot. 1962. Vol. 11, N 3. P. 174—176.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 24 V 1988.

УДК 581.8.817 : 581.5.5

В. Э. Лобжанидзе

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КАМБИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ ДРЕВЕСИНЫ *HIPPOPHAË RHAMNOIDES* (*ELAEAGNACEAE*)

V. E. LOBSANIDZE. THE INFLUENCE OF ECOLOGICAL CONDITIONS ON THE DURATION OF CAMBIAL ACTIVITY AND WOOD FORMATION IN *HIPPOPHAË RHAMNOIDES* (*ELAEAGNACEAE*)

Приведены результаты двухлетних (1984—1985 гг.) анатомических исследований камбиальной активности в стволах и ветвях *Hippophaë rhamnoides* в двух резко различающихся по экологическим условиям регионах: в субтропической зоне Черноморского побережья Грузии (8 м над ур. м.) и в субальпийском поясе Главного Кавказского хребта (1800 м над ур. м.). Вопросы апикального и радиального прироста рассмотрены в связи с полом растений.

За последние десятилетия исследованиям *Hippophaë rhamnoides* было посвящено много монографий (Гатин, 1963; Трофимов, 1967; Мочалов, 1973; Салатова и др., 1974; Букштынов и др., 1978). В этой обширной литературе нет данных об анатомической структуре древесины облепихи, а данные о камбиальной активности и формировании годичных колец древесины этой азональной породы и тем более в связи с экологическими условиями отсутствуют.

Проблеме исследования камбиальной активности и радиального прироста древесины в связи с условиями произрастания посвящены работы многих анатомов (Раскатов, 1946; Вихров, Енькова, 1949; Харитонович, 1955; Краснитский, 1958; Канделаки, 1968; Гоциридзе, 1968, и др.). Ряд весьма представительных симпозиумов по вопросам формирования годичного прироста древесины состоялся в США. Журнал Международной ассоциации анатомов древесины «JAWA Bulletin» постоянно помещает на своих страницах статьи по вопросам камбиальной активности и формирования радиального прироста древесины.

Решение вопроса о том, когда и как протекает работа камбия в стволах и ветвях облепихи в различных условиях обитания, позволит охарактеризовать способность роста в толщину, решить некоторые проблемы интродукции, селекции и прививок, а также применения ее высококачественной древесины в производстве.

Облепиха как растение большого экологического диапазона на Кавказе, в частности в Грузии, произрастает в контрастных по физико-географическим условиям климатических зонах — от полупустынь Восточного Закавказья до субтропиков Черноморского побережья и от пойменных низинных лесов до альпийского пояса, до высоты 3000 м над ур. м. (Койков, 1985). Такая обширная естественная лаборатория дает большие возможности для анатомического исследования камбиальной активности облепихи в экологическом аспекте.

Материал и методика

При исследовании применяли методы В. Г. Овсянникова (1946) и А. А. Яценко-Хмелевского (1954). Методика взятия материала для анализа в течение вегетационного периода приводится в работе Ф. И. Акакиева (1963).

Материал для изучения камбиальной активности облепихи мы подекадно брали в течение двух вегетационных периодов (1984 и 1985 гг.) в двух резко отличающихся друг от друга по экологическим условиям регионах: в субтропической зоне — на Черноморском побережье Грузии (8 м над ур. м.) и в субальпийском поясе — Дарьяльском ущелье Главного Кавказского хребта (1800 м над ур. м.).

Результаты исследования

Показатели деятельности камбия в зависимости от условий произрастания приводятся в таблице. Данные таблицы показывают, что реактивация камбия облепихи в субтропической зоне отмечается в ветвях с третьей декады марта, а в стволах — на 3 дня позже.

Формирование прироста древесины начинается с заложения в широкой (60—80 мкм) камбиальной зоне одиночных мелких сосудов, которые являются очагами формирования древесины, так как после одревеснения их оболочек вокруг них центробежно начинают образовываться другие элементы древесины (волокна, паренхима, клетки луча). Кольцо мелких просветов очень быстро (за 3—5 дней) смыкается. С распусканием почек образуются более крупные сосуды (в 2—3 раза крупнее, чем первые), что является характерным только для облепихи из всех кольцесосудистых растений. Одревеснение вновь образовавшихся элементов ксилемы значительно отстает от их образования. Функционирование апикальной меристемы и рост в высоту (составляет 38—45 см) прекращаются в первой декаде июля. Примерно с этого периода камбиальная зона резко сужается (до 40 мкм) и наблюдается формирование поздней (летней) древесины. С этого периода темп прироста древесины резко падает и одревеснение элементов ксилемы почти совпадает с их образованием. Наблюдаются преимущественное развитие волокнистых элементов и резкое сокращение диаметра (до 30 мкм) сосудов. Камбиальная активность прекращается в третьей декаде сентября. Ее продолжительность в ветвях и стволах составляет 185—187 дней.

Распространение деятельности камбия облепихи от веток до ствола в отличие от рассеяннососудистых растений (береза, бук, липа) протекает очень быстро — за 1—3 дня (см. таблицу). Функционирование камбия заканчивается в ветвях на 5—10 дней раньше, чем в стволе.

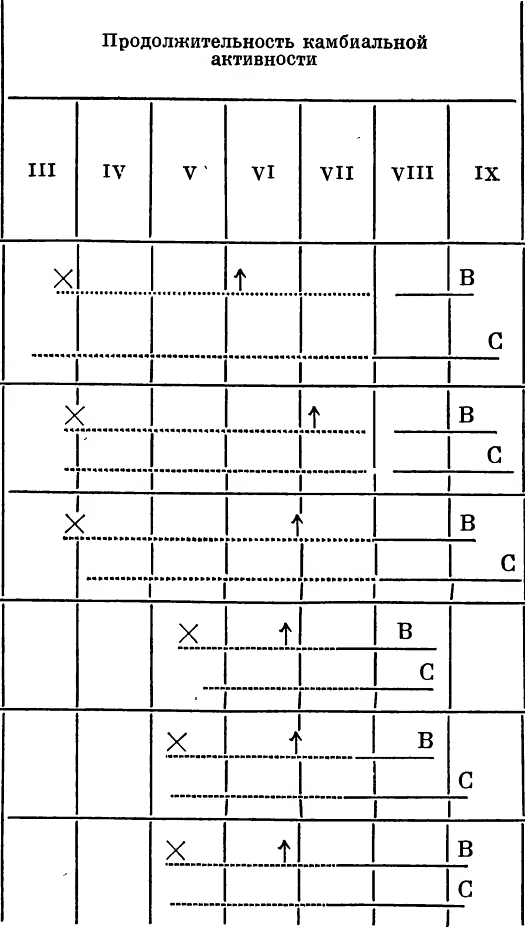
Реактивация камбия в субтропической зоне в вегетационном периоде 1985 г. отмечена на неделю позже, чем в предыдущем году, что объясняется тем, что средняя температура воздуха в марте 1985 г. была на 3.8 °С ниже (6.1°), чем в марте 1984 г., а камбий, как известно, резко реагирует на изменения температуры в начале вегетации (Лобжанидзе, 1961).

В субальпийском поясе на высоте 1800 м над ур. м. деятельность камбия женских и мужских особей облепихи начинается во второй декаде мая за 3—4 дня до распускания почек при средней температуре воздуха 8—10 °С. Однако эта температура, так же как и реактивация камбия, в субальпийском поясе наступает на 1.5—2 месяца позже, чем в субтропической зоне. Рост в высоту прекращается также раньше (в третьей декаде июня), и его величина составляет 19—45 см. Формирование поздней древесины начинается со второй половины июня и прекращается в период с 20 VIII до 9 IX (см. таблицу).

Количество осадков в период окончания камбиальной активности (в сентябре) в субтропической зоне в 1984 г. составило 78.5 мм, в 1985 г. было значительно большим — 317.5 мм, а в субальпийском поясе, наоборот, соответственно 152 и 48.1 мм. Однако это не повлияло на время и продолжительность камбиальной активности. В субальпийском поясе в 1985 г. период камбиальной активности длился даже дольше, чем в 1984 г. Объясняется это тем, что здесь исследованные особи произрастают в поймах рек и в конце вегетации они не испытывали дефицита влаги.

В стволах и ветвях мужских и женских особей как в субтропической зоне, так и в субальпийском поясе активность и продолжительность деятельности камбия почти одинаковы. Прирост в высоту и по радиусу в среднем за вегетационный период у мужских особей меньше, чем у женских (см. таблицу), хотя логично ожидать обратное соотношение, поскольку накопленные органические вещества у женских особей расходуются на плодоношение. Объяснение данному факту можно найти в трудах Л. И. Джапаридзе (1965) и Д. В. Котаевой с соавторами

Периоды деятельности камбия в связи с экологическими условиями



Условия	Пол особи	Вегетационный период	Начало			Окончание		Продолжительность деятельности камбия, дни	Средний прирост за вегетационный период	
			распускания почек	деятельности камбия	формирования поздней древесины	роста по высоте	камбиальной активности		в высоту, см	радиальный, мм
Субтропическая зона (8 м над ур. м.)	♀	1984	25 III	20 III	3 VIII	12 VII	20 IX	185	38	1.2
				23 III	31 VIII		25 IX	187		4.0
	♀	1985	1 IV	27 III	3 VIII	3 VII	18 IX	175	45	1.0
				28 III	3 VIII		28 IX	185		3.2
	♂		1 IV	30 III	3 VIII	1 VII	20 IX	173	26	0.6
				1 IV	1 VIII		30 IX	183		1.8
Субальпийский пояс (1800 м над ур. м.)	♀	1984	15 IV	12 V	20 VII	25 VI	20 VIII	101	34	0.9
				20 V	20 VIII		30 VIII	103		1.2
	♀	1985	8 V	4 V	21 VII	30 VI	27 VIII	116	28	1.0
				10 V	21 VII		9 IX	123		1.8
	♂		8 V	4 V	21 VII	28 VI	1 IX	115	19	0.8
				8 V	15 VII		1 IX	117		1.4

┈┈┈ Период формирования ранней древесины.
——— Период формирования поздней древесины.

× Начало распускания почек.
↑ Окончание роста по высоте.

B — ветка,
C — ствол.

(1985), отметивших, что женские особи характеризуются более плотным облиствением, большей площадью листовой пластинки и толщиной мезофилла, бо́льшим числом устьиц и содержанием воды во всех органах.

Т. В. Такаишвили (1985) установил более интенсивную фотосинтетическую активность и более высокую продуктивность листьев женских экземпляров по сравнению с мужскими. Кроме того, обнаружено, что у мужских экземпляров листопад начинается раньше. Исследованиями установлено также, что в экстремальных условиях произрастания более стойкими оказываются женские особи, у которых признаки старения наступают позже, чем у мужских (Котаева и др., 1985).

По нашим данным, в субтропической зоне камбиальная активность от ветвей до ствола распространяется быстрым темпом за 1—3 дня, тогда как этот процесс в субальпийском поясе длится 4—8 дней.

И. П. Елисеев (1985) отмечает, что кавказский климатип облепихи представлен многими популяциями и экотипами. В географических районах с достаточным увлажнением сформировались экотипы, характеризующиеся довольно большой высотой (до 6—12 м), а в высокогорьях — экотипы низкорослые, с коротким периодом вегетации. Мы обнаружили, что средняя продолжительность камбиальной активности в условиях влажных субтропиков составляет 181 день и прирост в высоту и по диаметру большой (см. таблицу), в высокогорьях камбий активен всего 112 дней, т. е. на 2 с лишним месяца меньше. Запаздывание реактивации камбия, уменьшение продолжительности его функционирования и сокращение прироста облепихи с увеличением высоты над уровнем моря вызваны значительным понижением температуры воздуха.

Несмотря на сравнительно короткий период вегетации, облепиха даже в экстремальных условиях высокогорья дает значительный годичный прирост и нормально плодоносит, поэтому она является хорошим фитомелиоративным плодовым растением, пригодным для защитного лесоразведения и облесения пастбищ с противоэрозионной целью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акакиев Ф. И. К полевой методике определения динамики годичного прироста деревьев // Бот. журн. 1963. Т. 48, № 1. С. 78—79. — *Букштынов Л. Д.*, *Трофимов Т. Т.*, *Ермаков Б. С.* и др. Облепиха. М.: Лес. пром-сть, 1978. 192 с. — *Вихров В. Е.*, *Енькова Е. И.* Динамика прироста древесины дуба // Тр. ин-та леса АН СССР. 1949. Т. 9. С. 174—195. — *Гатин Ж. И.* Облепиха. М.: Сельхозгиз, 1963. 158 с. — *Гоциридзе Л. А.* Особенности деятельности камбия ели восточной в связи с возрастом, условиями местообитания и климатом вегетационного периода // Тр. Тбил. ин-та леса. М., 1968. Т. 17. С. 303—320. — *Джапаридзе Л. И.* Пол у растений. Тбилиси, 1965. Т. 2. С. 172—180. — *Елисеев И. П.* Экологические особенности облепихи // Облепиха. 2-е изд. М.: Лес. пром-сть, 1985. С. 35—37. — *Канделаки А. А.* Влияние условий произрастания на деятельность камбия в корнях и стволах древесных растений // Тр. Тбил. ин-та леса. М., 1968. Т. 17. С. 291—299. — *Койков Н. Т.* Распространение и ресурсы облепихи в СССР // Облепиха. 2-е изд. М.: Лес. пром-сть, 1985. С. 7—9. — *Котаева Д. В.*, *Кезели Т. А.*, *Чхубианишвили Е. И.* Атлас эпидермы листа двудомных растений. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 137 с. — *Краснитский А. М.* Динамика прироста ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) за период вегетации 1956 г. // Науч. зап. Воронеж. лесотехнич. ин-та. 1958. Т. 19. С. 48—52. — *Лобжанидзе Э. Д.* Камбии и формирование годичных колец древесины. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1961. 158 с. — *Мочалов В. В.* Облепиха. Новосибирск, 1973. 71 с. — *Овсянников В. Г.* К изучению образования годичных колец древесины // Науч. зап. Воронеж. лесхоз. ин-та. 1946. Т. 8. С. 61—67. — *Раскатов П. Б.* Ход прироста древесины дуба в течение вегетационного периода в различных экологических условиях // Науч. зап. Воронеж. лесхоз. ин-та. 1946. Т. 9. С. 47—51. — *Салатова Н. Г.*, *Литвинчук Л. Н.*, *Жуков А. М.* Облепиха в Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 6—43. — *Такаишвили Т. В.* Фотосинтез двудомных растений: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тбилиси, 1985. 28 с. — *Трофимов Т. Т.* Облепиха в культуре. М.: Изд-во МГУ, 1967. 72 с. — *Харитонович Ф. Н.* Сезонный прирост у древесных пород в насаждениях Велико-Анадольского леса // Велико-Анадольский лес. Харьков, 1955. С. 86—92. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Наука, 1954. 335 с.

Институт горного лесоводства,
Тбилиси.

Получено 11 XII 1986.
В окончательной редакции 15 XII 1988.

УДК 581.522 Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

И. И. Науялис

ФАКТОРЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ГАМЕТОФИТОВ ПАПОРОТНИКОВ В ПРИРОДЕ

J. J. NAUJALIS. FACTORS OF FERN GAMETOPHYTE INITIATION IN NATURE

Гаметофиты папоротников в лесах умеренных областей на слабонарушенном почвенном покрове формируют специфические, инвазионного характера, популяции. Их успешному существованию способствуют следующие факторы: способность папоротников производить ежегодно огромное количество спор; их жизнеспособность, запас в почве; растянутый цикл дисперсии спор.

В жизненном цикле папоротников господствует чаще всего многолетний, иногда очень мощно за счет вегетативного разрастания развитый, обладающий высокой средообразующей способностью спорофит. Гаметофиты большинства папоротников умеренных областей недолговечные, сердцевидные, мелкие (их диаметр редко превышает 1 см), развиваются быстро, их продуктивность и фитоценотическая значимость очень невелики. Но именно им принадлежит важнейшая роль в освоении папоротниками новых местообитаний, в быстром закреплении в экологических нишах с ослабленной конкуренцией со стороны травяного или мохового покровов, а также в расширении границ хорошо развитых зарослей папоротников. Гаметофиты папоротников в природе формируют, как правило, небольшие по занимаемой площади популяции инвазионного характера. Детальные наблюдения в природе над такими популяциями, которые представляют собой первую стадию формирования фитоценопопуляций папоротников, очень немногочисленны (Farrar, Gooch, 1975; Schneller, 1975, 1979; Науялис, 1979; Cousens, 1981). В связи с этим мы в течение нескольких лет в основном на территории Литовской ССР изучали различные стороны жизни как отдельных гаметофитов папоротников, так и их совокупностей. В данной статье рассматриваются важнейшие факторы возникновения гаметофитов папоротников в природе. Ими можно считать продукцию и дисперсию спор, их жизнеспособность, запас жизнеспособных спор в почве, а также наличие подходящих для прорастания спор и развития гаметофитов экологических ниш.

Продукция и дисперсия спор папоротников

Папоротники ежегодно продуцируют огромное количество мелких спор. В природных условиях производить споры они, как правило, начинают на 5—10-м году жизни и продолжают их продуцировать до глубокой старости. Сорусы возникают даже на листьях деградирующих и явно отмирающих особей, хотя в большинстве случаев спорангии в них очень немногочисленны или отсутствуют вовсе. Можно сомневаться и в жизнеспособности таких спор, хотя какие-либо конкретные данные по этому вопросу нам не известны. Наши 8-летние наблюдения над фиксированными особями *Athyrium filix-femina* (L.) Roth и *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott.* показали, что количество сорусов на фертильных листьях взрослых особей по годам колеблется незначительно и глазомерно установить какие-либо существенные различия практически не представляется возможным. В целом экология спороношения большинства видов папоротников умеренных областей изучена пока недостаточно. Исключение составляет только *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. Так, известно, что фертиль-

---

* Кроме указанных видов при сборе материала по различным аспектам изучали *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. и *Polypodium vulgare* L.

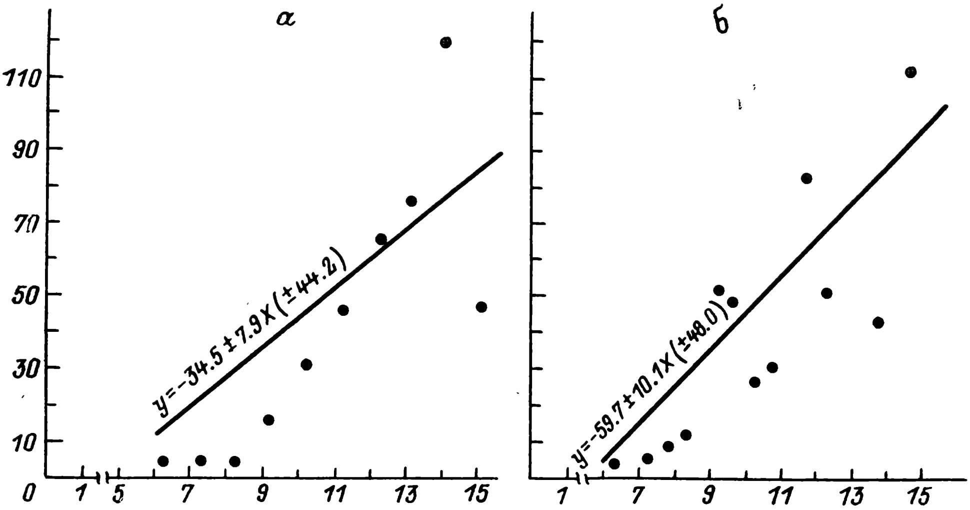


Рис. 1. Изменение числа сорусов *Polypodium vulgare* в зависимости от числа перьев и длины листовой пластинки.

По оси абсцисс: *а* — число перьев листовой пластинки, *б* — длина листовой пластинки, см; по оси ординат — число сорусов.

ность этого космополитического вида падает в затененных местообитаниях (Conway, 1957). Кроме того, по многим источникам известно, что *P. aquilinum* не производит спор на границах своего ареала.

Отдельные виды папоротников продуцируют разное количество спор, но в любом случае оно характеризуется внушительными цифрами. Так, по данным C. N. Page (1979), из 12 изученных видов папоротников минимальное количество спор продуцирует *Asplenium trichomanes* L. (около 750 тыс. спор на лист), максимальное — *Dicksonia antarctica* Lab. (около 750 млн. спор на лист.). J. Schneller (1979) считает, что на одном листе *A. filix-femina* созревает не менее 15 млн. спор. По нашим данным, на одном листе *D. filix-mas* в среднем насчитывается около 2500, а у *A. filix-femina* — около 15 000 сорусов. Безусловно, число сорусов является очень динамическим показателем. Некоторые закономерности изменения числа сорусов в зависимости от степени развития листовой пластинки у *Polypodium vulgare* L. представлены на рис. 1.

Точно оценить продукцию спор папоротников не представляется возможным из-за непостоянного числа спорангиев в сорусах. Так, изучив 200 сорусов *Cystopteris fragilis*, мы установили, что минимальное число спорангиев в сорусе — 3, максимальное — 20 (среднее — 8.9±0.4). Но, несмотря на эти различия, можно утверждать, что количество продуцируемых спор всегда достаточно для обеспечения возникновения гаметофитов папоротников в природе.

Многие виды папоротников не имеют каких-либо эффективных приспособлений для дисперсии спор. Выброшенные при помощи кольца из спорангия споры в основном скапливаются в непосредственной близости от произведших их особей. На расстоянии 4 м от продуцирующих особей в лесу падают только 2 % от всего количества спор, а расстояния 17—22 м достигают только единичные споры (Заклинская, 1951). После созревания споры папоротников в основном распространяются ветром, в некоторых случаях дождевыми червями и муравьями (Leeuwen van, 1929; Tryon, 1985), иногда водой (Gams, 1938). Относительно малая эффективность вышеуказанного разноса спор папоротников обусловливается ослаблением силы ветра в приземных слоях воздуха в лесу и относительно плохой летучестью спор из-за их достаточно крупных размеров (от

25 до 70 мкм) (Гричук, Моносзон, 1971, и др.). На перенос спор влияние оказывают рельеф, высота и густота деревьев; кроме того, много спор задерживается листьями как самих папоротников, так и других травянистых растений и кустарников. Лучше всего споры разносятся в солнечную, теплую погоду с активным турбулентным движением потоков воздуха.

Та часть спор папоротников, которая после созревания по тем или иным причинам оказывается в воздухе за границами лесного фитоценоза, может рассеиваться на сотни километров по горизонтали и на сотни метров по вертикали. Так, споры *Dryopteris* были собраны на высоте 70 м над Северным морем (Erdtmann, 1954), а для того чтобы попасть на лавовые потоки о-ва Кракатау, споры папоротников должны были преодолеть расстояние 20—40 км (Treub, 1888 — цит. по: Ричардс, 1961). В определенных условиях из занесенных спор могут возникать не характерные для данной территории ценопопуляции папоротников (Szerdahelyi, 1984).

Дисперсия спор большинства видов папоротников умеренных областей начинается в июне—июле и практически заканчивается в сентябре. Вместе с тем из-за разновременного созревания спорангиев часть спор остается в сорусах или просто задерживается на поверхности вай в местах отхода перьев от рахиса и т. д. В связи с этим дисперсия части спор продолжается до поздней осени или даже до весны следующего года. По данным D. R. Farrar (1976), у *A. filix-femina* и *D. spinulosa* в марте нераскрытыми остаются от 1 до 10 %, а у *C. fragilis* — не менее 1 % спорангиев. При этом общая жизнеспособность перезимовавших в спорангиях спор нередко даже выше, чем поздней осенью. Растянутый цикл дисперсии спор может способствовать их попаданию в подходящие для прорастания экологические ниши.

Запас жизнеспособных спор папоротников в почве

Споры большинства видов папоротников способны прорастать сразу после контакта с достаточно увлажненным субстратом и в подходящих условиях температурного режима. Иногда споры начинают прорастать уже в спорангиях (Aderkas von, 1983). Период покоя необходим только для некоторых тропических видов и родов, например *Alsophila australis* R. Br., *Drymoglossum* sp. (Nayar, Kaur, 1971). Несмотря на это и на обилие производимых спор, гаметофиты папоротников, как будет показано ниже, встречаются в природе довольно редко. Это указывает на то, что споры или быстро погибают, или накапливаются в почве, образуя банк спор. В связи с этим возникает вопрос, как долго споры папоротников могут сохранять жизнеспособность и какую роль банк спор может играть в формировании ценопопуляции папоротников. Данные о банках спор папоротников практически отсутствуют, а о жизнеспособности спор чаще всего сообщаются очень противоречивые, а иногда и малодостоверные сведения. Это вполне может быть связано и с тем, что отдельные авторы применяют различные способы хранения спор и по-разному устанавливают их жизнеспособность. Чаще всего споры хранятся сухими в наглухо закупоренных трубках (Dyer, 1979), а при оценке жизнеспособности в первую очередь учитывается состояние протопластов и появление ризоида (Cousens, 1981).

Способность спор папоротников сохранять жизнеспособность очень варьирует. В течение нескольких дней, недель или месяцев полностью теряют жизнеспособность споры, содержащие хлоропласты (Nayar, Kaur, 1971; Dyer, 1979; Page, 1979: Raghavan, 1980). В основном это представители сем. *Osmundaceae*, *Grammitidaceae* и *Hymenophyllaceae*. По сравнению со спорами без хлоропластов они характеризуются более тонкой наружной оболочкой, относительно высоким содержанием воды, небольшим количеством запасных веществ и, как правило, более быстрыми темпами прорастания и развития в сходных условиях.

Большинство спор папоротников умеренных и тропических областей хлоропластов не содержат. Многие исследователи сообщают, что такие споры остаются жизнеспособными несколько лет (Miller, 1968; Dyer, 1979; Page, 1979; Schneller, 1979; Стеценко, 1985). С возрастом способность спор к прорастанию падает, а появившиеся из таких спор заростки развиваются медленно, и как итог в культуре увеличивается число ненормально развитых гаметофитов. При этом обнаруживаются различные нарушения хода метаболических процессов (Raghavan, 1980). Имеются данные, что в отдельных случаях споры некоторых видов папоротников остаются жизнеспособными в течение 7 (Smith, Robinson, 1969), 10—20 лет (Page, 1979). Споры *Asplenium* оставались вполне жизнеспособными и после 48 лет хранения (Hill, Wagner, 1974).

К сожалению, все эти и другие данные получены в лабораториях. Какие-либо исследования жизнеспособности спор папоротников в природной обстановке нам неизвестны. Они были бы весьма актуальны, так как в лесных почвах имеются значительные количества жизнеспособных спор (Науялис, 1985). Как видно из табл. 1, отдельным местообитаниям летом, до спороношения в текущем году, соответствует различное количество жизнеспособных спор. В лабораторных условиях из них вырастают нормально развитые гаметофиты. В небольшом количестве жизнеспособные споры обнаружены даже в поверхностных слоях почвы культурных лугов и травяных газонов, где папоротники вообще не растут. Это указывает на потенциальные возможности дисперсии спор и свидетельствует о сохранении ими жизнеспособности по крайней мере в течение одного года. Наибольшие количества жизнеспособных спор обнаружены в тех местообитаниях (например, в ельнике черноольхово-кисличном), где разные виды папоротников играют заметную роль в сложении травяного покрова.

ТАБЛИЦА 1

Запас жизнеспособных спор папоротников
в поверхностных слоях почвы различных местообитаний*

Местообитание, тип леса	Слой почвы, см	Число гаметофитов на 1 см² чашки Петри			
		M	σ	V, %	m_V, %
Сосняк зеленомошный	0—2	0.04	0.04	100.0	26.7
	2—4	0.06	0.05	83.3	22.3
	4—6	0.05	0.07	140.0	37.4
	6—8	0.06	0.05	83.3	22.3
Ельник лещиново-кисличный	0—2	0.26	0.28	107.7	28.8
	2—4	0.33	0.37	112.1	30.0
	4—6	0.20	0.18	90.0	24.1
	6—8	0.15	0.09	60.0	16.0
Ельник черноольхово-кисличный	0—2	0.94	0.55	58.5	15.6
	2—4	0.74	0.39	52.7	14.1
	4—6	0.64	0.34	53.1	14.2
	6—8	0.44	0.17	38.6	10.3
Черноольшатник березово-осоковый	0—2	0.69	0.32	46.4	12.4
	2—4	0.83	0.51	61.4	16.4
	4—6	0.48	0.33	68.8	18.4
	6—8	0.31	0.20	64.5	17.3
Окололесные культурные луга	0—2	0.06	0.06	100.0	26.7
Травяной газон нефтеперерабатывающего завода	0—2	0.01	0.01	100.0	26.7

Примечание. Учеты проведены в семикратной повторности. Образцы почвы отбирали в июне 1982 и 1986 гг. на пробных площадках размером 10×10 м. M — средняя арифметическая, σ — среднее квадратичное отклонение, V — коэффициент вариации, m_V — ошибка коэффициента вариации.

* О запасе жизнеспособных спор судили по числу появившихся гаметофитов.

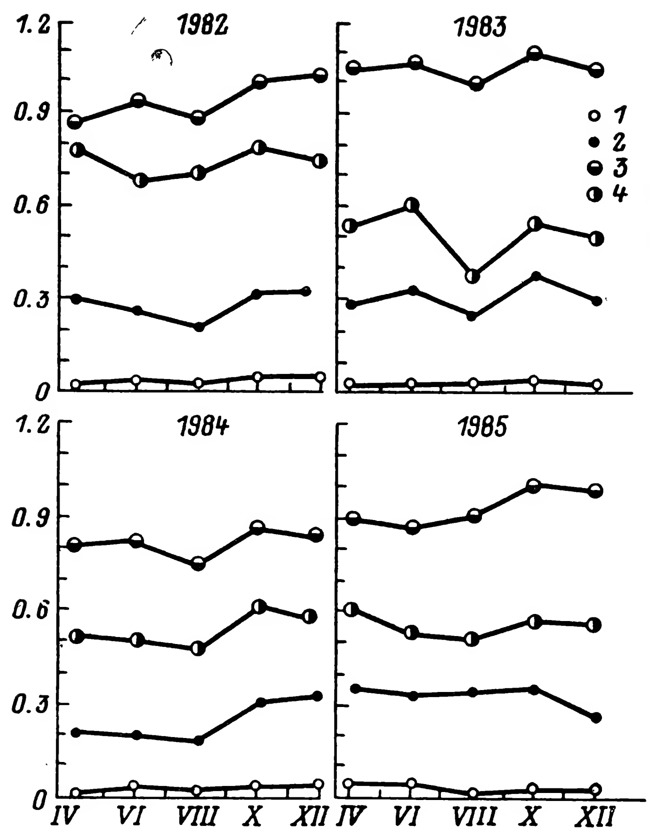


Рис. 2. Сезонная и разногодичная динамика запаса жизнеспособных спор папоротников в поверхностном слое (0—2 см) почвы различных местообитаний (о запасе жизнеспособных спор судили по числу появившихся гаметофитов).

По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — число гаметофитов на 1 см² чашки Петри. Местообитания, типы леса: *1* — сосняк зеленомошний, *2* — ельник лещиново-кисличный, *3* — ельник черноольхово-кисличный, *4* — черноольшатник березово-осоковый.

Споры папоротников обнаружены как в поверхностных, так и в более глубоких слоях почвы. Наибольшие скопления спор чаще всего приурочены к слою почвы от 2 до 4 см. Находящиеся в воздухе споры папоротников осаждаются дождем и после попадания на поверхность почвы покрываются опадом, кроме того, они, по-видимому, могут передвигаться вглубь, например потоками воды по трещинам почвы. Таким образом большинство спор пополняет пассивную часть банка спор, так как хорошо известно, что споры папоротников не прорастают в темноте. В приведенном J. H. Miller (1968) списке в темноте прорастали (и то в небольшом количестве и чаще всего под специальным воздействием) споры только 13 из 78 видов папоротников. Из папоротников, произрастающих в Литве, прорастание спор в темноте обнаружено у *P. aquilinum* и *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro. Кроме того, из папоротников умеренных областей в указанном списке такое же свойство отмечено у *Osmunda regalis* и *Onoclea sensibilis*. Погребение спор даже на небольшую глубину практически не позволяет им принять участие в формировании популяции гаметофитов в нормальных условиях. Огромный пассивный банк спор может перейти в активное состояние при различных нарушениях почвы, в первую очередь при образовании вывалов и кротовин. Кроме того, в последние годы доказано, что прорастание спор в темноте может вызываться гормоном антеридиогеном, продуцируемым самими гаметофитами (Schneller, 1979).

В перспективном отношении важным свойством является относительно постоянный количественный состав хоть и пассивного, но жизнеспособного банка спор как в течение одного, так и нескольких сезонов (рис. 2), обусловливаемый ежегодным массовым спороношением, достаточно эффективной дисперсией и сохранением на некоторое время жизнеспособности спор при погребении в почву. Известно, что споры *A. filix-femina*, *D. filix-mas* и некоторых других папоротников умеренных областей содержат только около 4 % воды, а запасным веществом у них являются липиды (Courbet, Metche, 1971). Это, по-видимому, помогает им переносить низкие температуры.

Некоторое снижение численности банка спор в первую очередь в летние месяцы, по-видимому, связано как с отмиранием части спор, так и с возможным попаданием их в более глубокие слои почвы. Кроме того, почвенные позвоночные питаются спорами, из-за этого повреждается и деформируется до 60 % спор, что снижает их всхожесть (Schneller, 1975).

В целом имеющийся в различных местообитаниях пассивный банк спор можно считать важной характеристикой фитоценотических популяций видов папоротников, хотя, по-видимому, потенциальные возможности такого банка реализуются в природе очень редко. Думается, что гаметофиты папоротников возникают в основном из небольшого количества свежих спор, попавших в благоприятные местообитания.

Встречаемость гаметофитов папоротников в природе

Несмотря на обильное ежегодное спороношение и значительный, относительно устойчивый в горизонтальном направлении и во времени почвенный запас жизнеспособных спор в различных лесных местообитаниях, гаметофиты папоротников достаточно редко встречаются в природе (табл. 2). Основным фактором, исключающим появление гаметофитов папоротников, является экологоценотическая замкнутость фитоценозов и связанные с ней отсутствие, ограниченность или кратковременность существования благоприятных для прорастания спор и развития гаметофитов местообитаний. Так, гаметофиты папоротников практически отсутствуют в любых типах леса с хорошо развитой подстилкой. J. P. Grime (1985) даже считает, что в широколиственных лесах гаметофиты и молодые спорофиты со временем как бы «погружаются» в подстилку из листьев и из-за этого быстро погибают. Гаметофиты папоротников также не встречаются в местообитаниях с сомкнутым моховым или травяным покровом, в том числе и в зарослях самих папоротников. Не обнаружены гаметофиты также и на субстратах, не отличающихся влагоудерживающей способностью, например на песках. В целом в лесах умеренной зоны появление и встречаемость гаметофитов папоротников находятся в прямой зависимости от различных микронарушений замкнутости растительных сообществ, независимо от факторов, вызывающих эти нарушения. При этом гаметофиты папоротников одинаково успешно возникают как на вторичных, так и на первичных субстратах различного происхождения и консистенции, например на коре, древесине и т. д. Обобщая представленные в табл. 2 данные и некоторые результаты исследова-

ТАБЛИЦА 2

Распределение и частота встречаемости (f, %) группировок гаметофитов и молодых спорофитов папоротников в различных местообитаниях

Местообитание, тип леса	Число изученных площадок	Число площадок с группировками	f	Характерные микроместообитания
Сосняк лишайниковый	3000	—	—	—
Сосняк зеленомошный	1800	1	0.05	Внутренняя часть пней
Березняк неморальный	1200	2	0.17	То же, кротовины
Ельник неморальный	1200	4	0.33	Вывалы, внутренняя и наружная части пней, обочины лесных тропинок
Ельник лещиново-кисличный	1200	5	0.42	То же, валеж
Ельник черноольхово-кисличный	1200	10	0.83	То же, приствольные повышения, кора деревьев
Черноольшатник березово-осоковый	1200	12	1.00	То же

Примечание. Размер площадок 1 м^2.

ний других авторов, можно отметить следующие характерные для возникновения гаметофитов папоротников типы местообитаний.

1. Оголенная, относительно сильно нарушенная почва в лесах — вывалы, трещины в почве, отвесные, нарушаемые эрозией берега лесных речек, особенно с выходами ключей.

2. Оголенная, слабо нарушенная почва в лесах — микроступенчатые склоны разного угла наклона со смываемой лесной подстилкой, а также практически все микроучастки в лесу без травяного, мохового покровов и подстилки.

3. Старая, разрушающаяся древесина и связанные с ней включения на поверхности почвы в лесах — валеж, пни, кора, шишки, очень редко листья, хвоя.

4. Твердые, абиогенного происхождения субстраты — лавовые поля после извержения вулканов (Benl, 1976), камни (Schneller, 1975), расщелины скал (Waston, Vazquez, 1982), кирпичные стены, каменные опоры мостов, впадины под камнями.

5. Специфические экологические ниши фитогенного происхождения — приствольные повышения, подствольные углубления, борозды коры старых сосен, органические остатки, накапливающиеся между стволами двух-, трехствольных крупных сосен, черешки отмерших листьев самих папоротников.

6. Различные местообитания зоогенного происхождения — кротовины в лесах, тропы зверей (в первую очередь лосей), оленей и кабанов, выбитые их копытами комья почвы (Cousens, 1981), входы в норы мышевидных грызунов.

7. Различные местообитания антропогенного происхождения — обочины лесных тропинок и дорог; старые кострища; кучки почвы, оставшиеся после хозяйственных работ; мелиоративные канавы; подверженные постоянной, медленной эрозии старые окопы и т. д.

Перечисленные местообитания становятся пригодными для появления гаметофитов папоротников только при достаточной обеспеченности влагой практически в течение всего вегетационного сезона. Ведь известно, что споры папоротников становятся полностью фоточувствительными и могут прорастать только при определенной влажности (Miller, 1968). В связи с этим особенно благоприятным субстратом являются непересыхающие летом торфянистые почвы. Большое значение имеет общий характер растительного сообщества. Так, например, если в ельниках черноольхово-кисличных до 90 % вывалов содержат гаметофиты папоротников, то в сосняках зеленомошных заростки на вывалах практически не встречаются из-за общей сухости субстратов. Типичные местообитания гаметофитов папоротников также должны быть тем или иным способом защищены от попадания губительно действующих на гаметофиты прямых солнечных лучей. Обычно гаметофиты папоротников чаще всего бывают приурочены к склонам северного направления.

Важное значение играет и pH субстрата. По данным многочисленных авторов, известно, что оптимальным для развития гаметофитов папоротников является pH только в пределах от 5.2 до 6.8. При повышении кислотности почвы как правило, ингибируется формирование антеридиев (Page, 1979).

Безусловно, различные благоприятные местообитания заселяют разные виды папоротников. Общим для них всех является то, что при определенных условиях такие местообитания создают предпосылки для полного проявления эксплерентных и пионерных свойств папоротников, позволяющих избежать острой конкуренции с другими высшими растениями на первых этапах формирования их ценотических популяций.

Заключение

На отдельных этапах своего онтогенеза и в зависимости от конкретной экологической ситуации многие виды растений характеризуются различной стратегией жизни. Это относится и к папоротникам умеренных областей. Так, если у взрослых растений в основном выражены свойства патиентов или локальных виолентов, например в «окнах» древостоя некоторых типов леса, то их гаметофиты и проростки, определяющие первые этапы становления фитоценотических популяций, ведут себя как эксплеренты или даже пионеры. Они и ими образуемые инвазионного характера популяции формируются в относительно слабо нарушенных местах лесных фитоценозов или на пионерных субстратах, например на коре, валеже, где отсутствует или слабо выражена конкуренция со стороны других растений. Для успешной реализации такой стратегии жизни папоротники обладают рядом приспособительных свойств, среди которых можно отметить следующие: 1) способность большинства видов папоротников производить ежегодно огромное количество спор; 2) способность спор прорастать сразу в массе при попадании в благоприятные условия; 3) способность спор сохранять на некоторое время жизнеспособность при погребении их в более глубокие слои почвы; 4) растянутый цикл дисперсии спор, основой которого является разновременность созревания спорангиев.

Основными факторами, лимитирующими формирование и широкое распространение популяции гаметофитов папоротников, являются замкнутость фитоценозов и недостаточная обеспеченность потенциально подходящих субстратов влагой в течение длительного периода времени. В связи с этим гаметофиты в природе встречаются относительно редко. Успешное формирование популяции гаметофитов из спор в специфических местообитаниях расширяет экологические возможности папоротников и является одной из важнейших форм устойчивости их фитоценотических популяций в растительных сообществах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гричук В. П., Моносзон М. Х. Определитель однолучевых спор папоротников из семейства *Polypodiaceae* R. Br., произрастающих на территории СССР. М.: Наука, 1971. 126 с. — *Заклинская Е. Д.* Опыт определения дальности воздушной транспортировки спор папоротника *Dryopteris filix-masculinum* // Тр. Конф. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г. 1951. С. 211—224. — *Науялис И. И.* Некоторые черты экологии проростков и ювенильных растений женского кочедыжника и щитовника мужского в хвойно-широколиственных лесах Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 4. С. 55—63. — *Науялис И. И.* Запас жизнеспособных спор папоротников в почвах пойменного леса // Науч. тр. вузов ЛитССР. Биология. 1985. Т. 23. С. 39—46. — *Ричардс П. У.* Тропический дождевой лес. М.: Иностр. лит., 1961. 447 с. — *Стеценко Н. М.* Жизнеспособность спор некоторых видов папоротников // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. 1985. № 138. С. 63—65. — *Aderkas P.* von. Studies of gametophytes of *Matteuccia struthiopteris* (ostrich fern) in nature and in culture // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61, N 12. P. 3267—3270. — *Benl G.* Studying ferns in the Cameroons. I. The lava ferns and their occurrence on Cameroon Mountain // Fern Gaz. 1976. Vol. 11, N 4. P. 207—215. — *Conway E.* Spore production in bracken // J. Ecol. 1957. Vol. 45, N 2. P. 273—284. — *Courbet H., Metche M.* Dosage de l'azote minéralisable et des acides aminés libres des spores de quelques fougéres // C. r. Acad. Sci. 1971. D 272, N 14. P. 1904—1907. — *Cousens M. I. Blechnum spicant*: habitat and vigor of optimal, marginal, and disjunct populations, and field observations of gametophytes // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142, N 2. P. 251—258. — *Dyer A. F.* The culture of fern gametophytes for experimental investigation // The Exper. Biology of ferns. London; New York; San Francisco: Academic Press, 1979. P. 254—305. — *Erdtmann G.* An introduction to pollen analysis. Waltham, Mass. USA, Stockholm, 1954. 239 p. — *Farrar D. R.* Spore retention and release from overwintering fern fronds // Amer. Fern J. 1976. Vol. 66, N 2. P. 49—52. — *Farrar D. R., Gooch R. D.* Fern reproduction at Woodman Hollow, Central Iowa: preliminary observations and a consideration of the feasibility of studying fern reproductive biology in nature // Proc. Iowa Acad. Sci. 1975. Vol. 82, N 2. P. 119—122. — *Gams H.* Ökologie der extratropischen Pteridophyten // Manual of Pteridology. The Hague, 1938. P. 383—419. — *Grime J. P.* Factors limiting the contribution of pteridophytes to a local flora // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1985. B 86. P. 403—421. — *Hill R. H., Wagner W. H.* Seasonality and spore type of the pteridophytes of Michigan // Mich. bot. 1974. Vol. 13, N 1. P. 40—44. — *Leeuwen W. van.* Kurze Mitteilung über Ameisen-Epiphyten aus Java // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1929. Bd 47. S. 90—99. — *Miller J. H.* Fern gametophytes as experimental material // Bot. Rev. 1968. Vol. 34, N 4. P. 361—440. — *Nayar B. K., Kaur S.* Gametophytes of homosporous ferns // Bot. Rev. 1971. Vol. 37, N 3. P. 296—396. — *Page C. N.* Experimental aspects of fern ecology // The experimental biology of ferns. London; New York; San Francisco: Academic Press, 1979. P. 551—589. — *Raghavan V.* Cytology, physiology and biochemistry of germination of fern spores // Inter. Rev. Cytol. 1980. Vol. 62. P. 69—118. — *Schneller J. J.* Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas* — Grouppe. III. Ökologische Untersuchungen // Ber. Schweiz. bot. Ges. 1975. Bd 85, N 2. S. 110—159. — *Schneller J. J.* Biosystematic investigations on the lady fern (*Athyrium filix-femina*) // Plant Syst. Evol. 1979. Vol. 132, N 4. P. 255—275. — *Smith D. L., Robinson P. M.* The effects of fungi on morphogenesis of gametophytes of *Polypodium vulgare* L. // New Phytol. 1969. Vol. 68, N 1. P. 113—122. — *Szerdahelyi T.* Rare ferns of Hungary. III. The establishment of fern species in a planted pine forest // Studia Bot. Hung. 1984. N 18. P. 15—22. — *Tryon A. F.* Spores of myrmecophytic ferns // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1985. B 86. P. 105—110. — *Watson P. J., Vazquez M.* Comparative ecology of *Woodsia scopulina* sporophytes and gametophytes // Amer. Fern J. 1981. Vol. 71, N 1. P. 3—9.

Вильнюсский государственный университет. Получено 21 IV 1988.

УДК 582.261.53 → 551.312.4 Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

Е. Г. Лупикина

ВИДОВОЙ СОСТАВ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ОЗЕРА ГОРЯЧЕГО (ОСТРОВ КУНАШИР)

E. G. LUPIKINA. SPECIES COMPOSITION OF DIATOMS IN SEDIMENTS OF THE GORYACHY LAKE (THE KUNASHIR ISLAND)

Впервые приводится список диатомовых водорослей из донных отложений кальдерного озера на о-ве Кунашир.

Диатомовые водоросли кальдерных озер изучены мало, как и диатомовая флора термальных источников Дальнего Востока. К настоящему времени имеются лишь 5 работ по данному вопросу. В четырех из них (Gutwinski, 1891; Еленкин, 1914; Petersen, 1946; Головенкина, 1981) приводятся сведения о диатомовых водорослях из термальных источников Камчатки. Лишь в одной работе, посвященной краткому обзору японских исследований по кислым озерам, при гидрохимической характеристике оз. Горячего упоминается род *Eunotia* (Первольф, 1944). Экстремальные условия кратерных озер (колебание температуры и окислительно-восстановительных процессов, повышенное содержание катионов металлов и т. п.) отражаются на составе и численности альгофлоры, в том числе диатомей. Как показывает практика биостратиграфических исследований вулканогенно-осадочных отложений с использованием электронной микроскопии, представители диатомовой флоры озер активной вулканической зоны нередко отличаются морфологическими особенностями.

Настоящее сообщение посвящено результатам впервые проведенных исследований остатков диатомовых водорослей из донных осадков оз. Горячего. Палеоальгологические исследования явились составной частью комплексного изучения донных отложений этого озера, проводившихся лабораторией подводного вулканизма Института вулканологии ДВО АН СССР.

Оз. Горячее генетически связано с вулканической деятельностью. Оно занимает северо-восточную котловину кальдеры Головнина (о-в Кунашир, Курильская островная гряда). Основные морфометрические характеристики озера: площадь — 3.3 км^2, длина — 3.4 км, максимальная ширина — 1.8 км, объем воды — около 15 млн. м^3, средняя глубина — 21 м, максимальная — 68 м, площадь водосбора — 17 км^2. Отметка водной поверхности — 130 м абс.

Озеро относится к типу проточных, питается водами атмосферных осадков, грунтового стока и стока ручьев со склонов кальдеры и фумарольных полей. Термический режим озера определяется рядом метеорологических факторов (инсоляция, ветер, испарение), приносом и выносом тепла впадающими ручьями, Серной протокой и вытекающей из озера р. Озерной. Заметное влияние на термический режим оказывают гидротермальные проявления на берегах и дне озера. Общая мощность подводных термальных полей оценивается приблизительно в 1800 ккал/с. Температура воды в оз. Горячем у поверхности в сентябре—октябре 1983 г. достигала 21—22 °С. Температура пресных ручьев в это же время составляла 6.4—13.2 °С (в 1966 г. не превышала 4—6 °С). Для озера характерна значительная мощность зоны сезонного прогревания и, следовательно, значительная глубина металимниона (18—20 м). В озере нет четко выраженной циркуляции. Постоянно действующие стоковые течения осложняются дрейфовыми, плотностными течениями и вертикальным перемешиванием. Характерной чертой вод оз. Горячего является большое количество в воде коллоидальной элементарной серы в районах, прилегающих к наземным и подводным термальным полям. Прозрачность воды за пределами аномальных областей остается практически постоянной (в отдельные годы 9—17 м), при этом эпилимнион и гиполимнион по условиям прозрачности воды резко отличаются друг от друга. При погружении с аквалангом ниже слоя температурного скачка видимость ограничивалась 1—2 м. Это связано с присутствием в воде гиполимниона медленно оседающей на дно элементарной серы, образующейся при окислении растворенного в воде сероводорода на границе вод эпилимниона, насыщенного кислородом в результате постоянного конвективного и ветрового перемешивания.

Химический состав вод оз. Горячего формируется в основном под влиянием стока с фумарольных полей и подводной газогидротермальной деятельности. В летне-осенний период для вод эпилимниона характерны окислительные условия, а для гиполимниона — восстановительные. Основной гидрохимический фон озера — сульфатно-натриевый (исключение составляют хлоридно-натриевые воды подводного фумарольного поля). Воды оз. Горячего относятся к кислым (pH 2.2—4.8). Участки с наиболее низкими величинами pH тяготеют к зонам влияния термального стока. Минерализация почти везде меньше 1 г/л. В анионном составе всех типов вод преобладают сульфатные и хлоридные ионы. Концентрации же фтора и гидрофосфата очень малы. Лишь в одном случае в районе подводного фумарольного поля наблюдается присутствие гидрокарбонат-иона. Как и для всех вод районов активной вулканической деятельности, в оз. Горячем повышены концентрации кремния ($SiO_2 = 27—104$, в среднем 40—50 мг/л). Характерной чертой озера является также большое содержание различных форм серы — в виде сульфат-иона, растворенного сероводорода и элементарной серы S^0.[1]

Исследованные осадки были подняты грунтовой трубкой на профиле между гидротермальными площадками на южном и северном берегах озера (восточнее истока р. Озерной). В колонке мощностью 0.5 м вскрыты следующие 3 типа отложений (по определению Фазлуллина, 1985), считая снизу вверх.

1. Серый мелкозернистый песок с постепенным переходом к глинистым размерностям (мощн. 5—6 см). По всему прослою наблюдаются зерна пирита.

2. Диатомовый ил зеленого (с различными оттенками) цвета и отчетливой слоистостью. Мощность слойков от 0.4 до 1 мм. Отмечено чередование более темного и светлого тонов. Слойки более светлого тона содержат больше серы.

---

[1] Для краткой характеристики кальдерного озера действующего вулкана Головнина использованы работы К. К. Зеленова (1972), Е. К. Мархинина (1959), Е. К. Мархинина и Д. С. Стратулы (1977), С. И. Набоко (1958), С. С. Сидорова (1966), В. И. Федорченко (1963), а также материалы гидролого-гидрохимических съемок озера в 1968—1969, 1983 гг., любезно предоставленные Б. И. Самойленко и С. М. Фазлуллиным.

В составе этого типа осадков обнаружены кварц, опал, глинистые минералы, халцедон, вулканическое стекло, пирит. Встречаются остатки наземных растений, которые практически не разлагаются. Общая мощность диатомовых илов 49 см.

3. Тонкие белые пеплы риолитового состава, в которых отсутствуют остатки диатомовых водорослей.

Послойное изучение осадков свидетельствует, что на протяжении исторического развития озера видовой состав диатомовых изменялся незначительно. В 9 пробах илов определено 85 видов, 99 разновидностей и форм диатомовых водорослей, относящихся к 31 роду из 10 семейств: *Aulacosira* (*Melosira*) *distans* (Ehr.) Sim. (3—5),[2] *A. granulata* (Ehr.) Sim. (2—4), *A. italica* (Ehr.) Sim. (2), *Cyclotella kisselevii* var. *leptindica* Log. et Visch. (in litt.) (2—3), *C. kuetzingiana* Thw. (2—3), *C. kuetzingiana* var. *radiosa* Fricke (2—3), *C. stelligera* Cl. et Grun. (2—3), *C.* cf. *vorticosa* A. Berg. (1), *Cyclotella* sp. (1), *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz. (1), *Meridion circulare* Ag. (1—3), *Diatoma elongatum* var. *tenue* (Ag.) V. H. (1—2), *D. hiemale* var. *mesodon* (Ehr.) Grun. (1—2), *Opephora* sp. (1—3), *Fragilaria brevistriata* Grun. (2), *F. intermedia* Grun. (2), *F. pinnata* Ehr. (2—3), *F. pinnata* var. *lancettula* (Schum.) Hust. (2—3), *Flagilaria* sp. sp. (1—5), *Synedra ulna* var. *radians* Kütz. (1), *Eunotia exigua* (Bréb.) Rabenh. (4—6), *E. exigua* (Bréb.) Rabenh. forma (6), *E.* aff. *meisteri* Hust. (1—2), *E. microcephala* Krasske (2—3), *E. microcephala* var. *tridentula* (A. Mayer) Hust. (2), *E.* aff. *pectinalis* var. *minor* (Kütz.) Rabenh. (2—4), *E. tenella* (Grun.) Hust. (2—6), *E. valida* Hust. (2), *Eunotia* sp. sp. (1—3), *Eunotinella kunaschirica* Lupikina (1—6), *Cocconeis pediculus* Ehr. (2), *C. placentula* Ehr. (3), *Eucocconeis* cf. *lapponica* Hust. (1), *Achnanthes exiqua* var. *heterovalvata* Krasske (1), *A. lanceolata* (Bréb.) Grun. (2—3), *A. lanceolata* f. *capitata* O. Müll. (1—2), *A. lanceolata* var. *elliptica* Cl. (1—3), *A. laterostrata* Hust. (1—2), *A. linearis* var. *pusilla* Grun. (2—3), *A. minutissima* var. *cryptocephala* Grun. (1—2), *A.* aff. *peragalloi* Brun et Herib. (1), *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun. (1—3), *Diatomella balfouriana* Grev. (2), *Diploneis ovalis* (Hilse) Cl. (1), *D. robusta* A. Cl. (1), *Frustulla rhomboides* var. *saxonica* (Rabenh.) D. T. (1—4), *F. vulgaris* Thw. (3), *Anomoeoneis serians* var. *brachysira* f. *thermalis* (Grun.) Hust. (1), *Stauroneis* sp. (1), *Navicula importuna* Hust. (1), *N. menisculus* var. *meniscus* (Schum.) Hust. (1), *N. peregrina* (Ehr.) Kütz. (1), *N. pseudococconeiformis* Poretzky (3), *N. reinhardtii* (Grun.) Cl. (1), *N. tuscula* (Ehr.) Grun. (1), *Navicula* sp. sp. (1—4), *Pinnularia borealis* Ehr. (2), *P. braunii* var. *amphicephala* (A. Mayer) Hust. (3—5), *P.* aff. *fasciata* (Lagerst.) Hust. (1—2), *P.* aff. *gibba* Ehr. (2—5), *P. globiceps* var. *krookei* Grun. (1), *P. microstauron* (Ehr.) Cl. (2), *P. viridis* (Nitzsch) Ehr. (2), *P. viridis* var. *leptogongyla* (Ehr.?, Grun.) Cl. (2—4), *Caloneis bacillum* (Grun.) Mer. (3), *C.* cf. *clevei* (Lagerst.) Cl. (1), *Amphora ovalis* Kütz. (3), *A. ovalis* var. *gracilis* Ehr. (1—3), *A. ovalis* var. *pediculus* Kütz. (3), *Cymbella gracilis* (Rabenh.) Cl. (2), *C. naviculiformis* Auersw. (1), *Gomphonema angustatum* (Kütz.) Rabenh. (1—3), *G. parvulum* var. *micropus* (Kütz.) Cl. (2—3), *Denticula* sp. fragm. (1), *Epithemia* sp. fragm. (1), *Rhopalodia* sp. fragm. (1), *Nitzschia amphibia* Grun. (1), *N. angustata* (W. Sm.) Grun. (1), *N. angustata* var. *curta* Grun. (1), *N. hungarica* Grun. (1), *N. thermalis* var. *serians* Grun. (1), *Nitzschia* sp. (3), *Surirella linearis* W. Sm. (1—2), *S. linearis* var. *constricta* (Ehr.) Grun. (1), *S. ovata* Kütz. (2), *S. robusta* Ehr. (1), *S. robusta* var. *splendida* Ehr. (1), *Surirella* sp. fragm. (1), *Campylodiscus* cf. *noricus* var. *hibernicus* (Ehr.) Grun. fragm. (1).

Подавляющее большинство обнаруженных видов (около 80 %) относится к широко распространенным в бореальной зоне, все они развиваются, как правило, в обычных холодноводных местообитаниях или в водах с нормальной температурой. 21 видовой и внутривидовой таксон определен со знаком открытой номенклатуры (15 — из-за плохой сохранности, у 6 форм отмечаются морфологические отклонения от диагноза). Обращает внимание высокая численность (как и ныне в термальных источниках кальдеры Узон) *Pinnularia braunii* var. *amphicephala*. По отношению к pH среды выявленный комплекс можно охарактеризовать в целом как индифферентный.

---

[2] В скобках указаны оценки обилия по 6-балльной шкале: 1 («единично») — от 1 до 5 створок на препарат; 2 («редко») — 6—30; 3 («нередко») — 31—60; 4 («часто») — 61—120; 5 («очень часто») — 121—3600; 6 («в массе») — более 3600 створок на препарат.

В таблице показаны суммарные количества остатков диатомей, найденных на исследованных уровнях вертикального разреза отложений.

Распределение створок диатомей в отложениях озера Горячего

Глубина, см	Литология (по Фазлуллину)	Число створок в 1 г
+1—0	(Обрастание на якоре)	61715000
7—8	Ил с коричневым оттенком	38525000
8—13	То же	75280000
20—24	Ил темный	28625000
29—34	То же	176868000
34.0—34.5	Ил (?) белый	0
34.5—35.5	Ил темный	9962000
35.5—36.5	Ил (?) белый	0
36.5—47	Ил темный	73926000
47—48	Ил светло-серый	18500
48—49	Ил темно-серый	75700
49—50	Песок серый с примесью ила	53580

Сравнение состава ископаемых комплексов с составом планктона (в том числе с глубин 20 и 61 м) показало, что за все исследованное время существования водоема в нем преобладали донные виды. Типичные для среднеглубинных и мелких озер олиготрофного типа бореальной зоны *Aulacosira* и *Cyclotella* высокой численности не достигали.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Головенкина Н. И. Диатомовые водоросли из термальных источников кальдеры вулкана Узон на Камчатке // Диатомовые водоросли. Тр. биол. НИИ при ЛГУ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. № 30. С. 132—148. — *Еленкин А. А.* Пресноводные водоросли Камчатки. Отд. оттиск из Тр. Камчат. экспед. Ф. П. Рябушинского, бот. отд. М., 1914. № 2. 402 с. — *Зеленов К. К.* Вулканы как источник рудообразующих компонентов осадочных толщ. М.: Наука, 1972. 214 с. — *Мархинин Е. К.* Вулканы острова Кунашир // Тр. лаб. вулканологии ДВНЦ АН СССР. 1959. № 17. С. 64—155. — *Мархинин Е. К., Стратула Д. С.* Гидротермы Курильских островов. М.: Наука, 1977. 212 с. — *Набоко С. И.* Об образовании озерной серы на вулкане Головнина // Бюл. вулканол. станции АН СССР. 1958. № 27. С. 43—50. — *Первольф Ю. В.* Кислые озера Японии // Природа. 1944. № 1. С. 69—71. — *Сидоров С. С.* Гидротермальная деятельность кальдеры Головнина (о-в Кунашир) // Бюл. вулканол. станции АН СССР. 1966. № 42. С. 22—29. — *Фазлуллин С. М.* Особенности донных отложений озера Горячего в кальдере вулкана Головнина (о-в Кунашир) // Вулканологические исследования на Камчатке. Петропавловск-Камчатский, 1985. С. 78—80. — *Федорченко В. И.* Озерные отложения в кальдере вулкана Головнина на острове Кунашир и их палеогеографическое значение // Тр. лаб. палеовулканологии. 1963. № 2. С. 85—92. — *Gutwinski R.* Algarum e lacu Bajkal et e paeninsula Camtschatka a clariss. Prof. Dr. B. Dybowski annu 1877 reportatarum enumeratio et diatomacearum lacus Bajkal cum lisdem tatricorum, italicorum atque francogallicorum lacuum camparatio in Nuova Notarisia. 1891. Sér. 11. 417 p. — *Petersen J. B.* Algae collected by Eric Hulton on the Swedish Kamtchatka expedition 1920—1922, especially from hot springs // Det. Kgl. Danske Viedenskabernes Selsk. Biol. Medd. Kobenhavn. 1946. Bd 20, N 1. 122 p.

Институт вулканологии ДВО АН СССР,
Петропавловск-Камчатский.

Получено 4 XII 1986.
В окончательной редакции 6 X 1988.

УДК 581.11 : 582.542(517.3) Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

С. Н. Шереметьев, Л. Жаргалсайхан

ВОДНЫЙ РЕЖИМ И НАДЗЕМНАЯ ФИТОМАССА *STIPA KRYLOVII* (*POACEAE*) В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ МНР

S. N. SHEREMETIEV, L. JARGALSAIHAN. WATER RELATIONS AND ABOVE GROUND PHYTOMASS OF *STIPA KRYLOVII* (*POACEAE*) IN THE EASTERN PART OF THE MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

Приводятся данные по сезонной динамике основных показателей водного режима и величины надземной фитомассы *Stipa krylovii* в ковыльно-разнотравно-вострецовом сообществе настоящей степи восточной части МНР. Установлены количественные зависимости интенсивности транспирации, реального водного дефицита и осмотического давления клеточного сока листьев от факторов среды. Показана связь динамики величины надземной фитомассы с условиями среды и показателями водного режима. Приведена оценка элементов водного баланса *S. krylovii*.

Исследования водного режима растений являются составной частью работ, проводимых Советско-Монгольской комплексной биологической экспедицией. В рамках этих работ мы изучали водный режим и надземную фитомассу некоторых доминантов настоящей степи Восточной Монголии, в частности *Stipa krylovii*. Целью настоящей работы является рассмотрение отдельных сторон регуляции водного режима растениями этого вида, динамики надземной фитомассы и элементов водного баланса.

Наблюдения за водным режимом *S. krylovii* проводились ранее рядом авторов. По имеющимся данным (Измайлова, 1978; Банникова и др., 1982), в горностепных сообществах Восточного Хангая интенсивность транспирации у ковыля Крылова изменяется от 0.06 до 1.10 г/г·ч. При этом средние значения в разных сообществах составляли 0.52 и 0.65 г/г·ч (Izmajlova, 1985). Б. Чойжамц (1974, 1978) также на степном участке Восточного Хангая показал, что средняя интенсивность транспирации в течение значительной части сезона вегетации изменялась в пределах 0.26—0.70 г/г·ч и не превышала 1.12 г/г·ч. В степных сообществах Забайкалья интенсивность транспирации ковыля Крылова колебалась от 0.12 до 1.50 г/г·ч, а среднее за день значение составляло 1.08 г/г·ч (Горшкова и др., 1982). По некоторым данным, максимальные значения интенсивности транспирации могут достигать 4.2 г/г·ч, впрочем, при сравнительно невысоком среднем значении, равном 0.57 г/г·ч (Горшкова, Зверева, 1982).

Реальный водный дефицит, судя по литературным данным, сильно варьирует в разных местообитаниях. Среднедневные величины этого показателя в северо-восточной части Хангая изменяются от 3.5 до 22.0 % (Чойжамц, 1974). В степных сообществах Восточного Хангая водный дефицит колеблется от 1.0 до 49.0 % (Измайлова, 1978; Банникова и др., 1982), а его средние за период наблюдений значения составляют в разных сообществах 15.2 и 20.9 % (Izmajlova, 1985).

Содержание воды в листьях ковыля Крылова, по данным Чойжамца (1978), изменяется от 47.7 до 61.5 %. Среднедневные значения были в пределах 49.5—55.7 %, а полный диапазон колебаний этого признака составлял 34—66 % (Измайлова, 1978; Банникова и др., 1982; Izmajlova, 1985). По данным А. А. Горшковой с соавторами (1982), содержание воды в листьях растений этого вида изменяется от 51 до 59 %.

Осмотическое давление клеточного сока листьев ковыля Крылова на Восточном Хангае изменялось от 13 до 43 атм., а средние величины в разных местообитаниях составляли 21.0 и 26.5 атм. (Измайлова, 1978; Банникова и др., 1982; Izmajlova, 1985).

Материал и методика

Работа по изучению водного режима ковыля Крылова проводилась в 1984—1985 гг. на восточно-степном стационаре Советско-Монгольской экспедиции (сомон Туменцогт). Участок, на котором проводили наблюдения, располагался в верхней части плоской аккумулятивной равнины в ковыльно-разнотравно-вострецовом сообществе.

Stipa krylovii Roshev. — плотнодерновинный злак, достигающий высоты 30 см; корни его проникают в глубину до 80 см (Чойжамц, 1978). Развитая корневая система состоит из многочисленных придаточных корней, густо пронизывающих почвенные слои (Буевич, 1983). Вегетирует с мая по сентябрь, цветет в августе. Е. М. Лавренко (1978) отмечает, что это восточносибирско-центральноазиатский вид, распространенный (с некоторыми перерывами) от Восточного Тибета и Восточного Тянь-Шаня до Центральной Якутии. В степной зоне Монголии ковыль Крылова является одним из основных ценозообразователей змеевко-тырсовых, вострецово-тырсовых и полынно-тырсовых степей (Юнатов, 1954).

Были изучены следующие показатели водного режима данного вида: интенсивность транспирации (методом быстрого взвешивания), реальный водный дефицит (методом насыщения), содержание воды в листьях (весовым методом) и осмотическое давление клеточного сока листьев (криоскопическим методом). Пробы для определения осмотического давления отбирали в середине дня в трехкратной повторности. Наблюдения за дневным ходом первых трех элементов водного режима проводили с часовыми интервалами с 8 до 19 (20) ч. Параллельно вели наблюдения за освещенностью, температурой воздуха, влажностью воздуха и почвы.

Изучение живой надземной фитомассы проводили в 1982—1986 гг. Укосы отбирали с периодичностью 10 дней в пятикратной повторности с учетных площадок размером 1 м^2.

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Кроме того, с помощью множественного регрессионного анализа была сделана попытка выявить влияние внешних и внутренних факторов на каждый из элементов водного режима растений (средние за каждый день наблюдений данные, по которым проводились расчеты, содержатся в табл. 1). Перед проведением анализа переменные (в случае необходимости) подвергались симметризации, в результате чего их распределение приближалось к нормальному (Васильев и др., 1976). Известно, что зависимость между нормально распределенными величинами линейна (Смирнов, Дунин-Барковский, 1959; Юл, Кендэл, 1960). Устранение асимметрии проводили логарифмированием или итерационным подбором коэффициента А в преобразованиях типа ln (x+А), ln (x—А), ln (А—x). Затем все переменные были подвергнуты стандартизации так, что их средние $\bar{X}=0$, а дисперсии $\sigma^2=1$. Это позволило, в частности, легко выявлять и устранять мультиколлинеарность. Существенность влияния каждой из независимых переменных на отклик (зависимую переменную) оценивалась с помощью критерия Фишера (Лиепа, 1973). Переменные, влияние которых было признано недостоверным, исключались из уравнения, и расчеты проводились вновь, т. е. был применен метод исключения переменных (Дрейпер, Смит, 1973).

Для примера рассмотрим ход получения формулы (1). Поскольку из дальнейшего анализа выяснилось, что на отклик (интенсивность транспирации) достоверно оказывают влияние только три переменные (содержание воды в листьях, освещенность и влажность почвы), остановимся только на них. На первом этапе расчетов все переменные и отклик были подвергнуты симметризации и стандартизации и получены формулы преобразования исходных данных к симметризованным и стандартизованным значениям переменных:

$$y'_i = 3.626 + 3.436 \ln y_i, \tag{a}$$

$$x'_{i1} = 1.9 - 1.703 \ln (52.1 - x_{i1}), \tag{b}$$

$$x'_{i2} = -7.340 + 4.772 x_{i2}, \tag{c}$$

$$x'_{i3} = -3.813 + 0.287 x_{i3}, \tag{d}$$

где y_i, x_{i1}, x_{i2}, x_{i3} — i-тые члены исходных рядов соответственно интенсивности транспирации, содержания воды в листьях, освещенности и влажности почвы; y'_i, x'_{i1}, x'_{i2}, x'_{i3} — i-тые члены преобразованных рядов соответственно интенсивности транспирации, содержания воды в листьях, освещенности и влажности почвы.

Затем с помощью множественного линейного регрессионного анализа были рассчитаны коэффициенты уравнения:

$$y' = 0.401x'_1 + 0.565x'_2 + 0.468x'_3. \tag{e}$$

Подставляя в (e) формулы (a), (b), (c), (d), после необходимых упрощений получаем формулу (1). Уравнение (5) было получено аппроксимацией исходных данных логистической функцией, что дало лучшие результаты по сравнению с аппроксимацией линейной зависимостью.

После получения окончательного уравнения оценивали средние относительную и квадратическую ошибки аппроксимации, а также коэффициент несовпадения Тейла (Гильманов, 1978). Последний во всех случаях не превышал 0.1 (что является очень хорошим результатом), поэтому дополнительная информация о нем далее не приводится. На последнем этапе анализа проводили проверку адекватности регрессионных моделей исследованием их остатков (Дрейпер, Смит, 1973; Вучков и др., 1987).

Для анализа рядов распределения показателей водного режима был применен квантильный анализ. Квантили рядов распределения, содержащих по нескольку сотен измерений (все ряды, кроме рядов распределения осмотического давления клеточного сока), оценивали по кумулятивной огиве. Квантили рядов распределения, содержащих по нескольку десятков измерений, оценивали порядковым методом (Васильев и др., 1973).

Квантили порядков 0.1 и 0.9 (отсекающие по 10 % наименьших и наибольших наблюдений) рассматриваются как типичные минимум и максимум признака. Соотношение квантилей порядка 0.1 и 0.9, с одной стороны, и медианы, с другой — показывает, в какую сторону изменчивость признака выше, а в какую — ниже (Васильев и др., 1973), что, очевидно, связано с тем, насколько благоприятны для растений условия произрастания. Квантили порядков 0.25 и 0.75 являются граничными для 50 % наблюдений и показывают пределы обычных изменений признака. Квантиль порядка 0.5 (медиана) — одна из самых устойчивых средних характеристик выборки, практически не зависящая от чрезмерно малых или больших ее значений. Следует отметить, что квантильный анализ не служил основанием для исключения данных, выходящих за пределы типичных минимума и максимума. Его достоинство в другом — в возможности более объективно сравнивать выборки, полученные в разное время, в разных местообитаниях или разными исследователями.

Кратко охарактеризуем условия произрастания растений. По данным метеостанции Туменцогт за 1978—1986 гг., летние месяцы являются влажным периодом, когда осадки превышают испарение. По количеству выпавших осадков 1982 и 1983 гг. (соответственно 232 и 278 мм) были близки к средней многолетней норме. 1984—1986 гг. были более влажными (выпало соответственно 357, 292 и 289 мм). Таким образом, 1984 и 1985 гг. были достаточно благоприятными для развития растений.

Вместе с тем условия произрастания (в период наблюдений за водным режимом растений) в 1984 г. были несколько более напряженными, чем в 1985 г. Это определялось тем, что за июнь—июль 1984 г. выпало 149 мм осадков против

ТАБЛИЦА 1

Среднедневные величины интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч), реального водного дефицита (РВД, %), содержания воды (СВ, %), осмотического давления клеточного сока (ОД, ×10^{-1} МПа), влажности почвы (ВП, %), температуры воздуха (t °C), дефицита влажности воздуха (d, мб) и освещенности (E, кал/см^2·мин)

Дата	ИТ		РВД		СВ		ОД		ВП		t		d		E	
	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$
26 VI 1984	24	0.676±0.057	24	23.5±0.9	24	50.8±0.8	3	21.4±1.9	5	14.8±0.4	12	20.8±0.7	12	10.8±0.9	12	0.92±0.10
30 VI 1984	24	0.435±0.023	24	19.3±0.7	24	51.0±0.5	3	25.0±2.6	5	12.1±0.5	12	20.1±0.8	12	12.2±1.2	12	0.81±0.10
4 VII 1984	24	0.311±0.022	24	20.0±0.8	24	49.4±0.4	3	29.1±1.3	5	10.2±0.2	12	16.9±0.9	12	8.9±1.2	12	0.66±0.08
9 VII 1984	24	0.454±0.030	24	21.5±1.2	24	48.8±0.5	3	23.8±0.7	5	16.5±0.1	12	18.4±0.9	12	11.9±1.0	12	0.86±0.12
15 VII 1984	24	0.512±0.027	24	19.7±1.2	24	48.8±0.3	3	24.8±1.5	5	16.6±0.3	12	21.7±0.7	12	9.9±1.1	12	0.86±0.08
22 VII 1984	24	0.371±0.024	24	22.2±1.2	24	51.0±0.4	3	28.2±2.2	5	10.7±0.5	12	23.8±1.2	12	16.4±2.3	12	0.77±0.12
28 VII 1984	24	0.326±0.021	24	22.9±1.3	24	48.2±0.6	3	32.7±1.2	5	8.0±0.1	12	24.9±1.4	12	20.0±3.0	12	0.74±0.12
1 VIII 1984	24	0.308±0.018	24	38.8±1.3	24	41.5±0.4	3	42.9±1.1	5	7.9±0.2	12	27.7±1.6	12	29.1±3.4	12	0.83±0.10
6 VIII 1984	20	0.271±0.012	20	29.6±1.3	20	47.5±0.4	3	33.6±2.0	5	8.7±0.1	10	20.0±1.3	10	12.1±2.1	10	0.78±0.10
Средние	212	0.410±0.010	212	24.1±0.4	212	48.6±0.2	27	29.1±1.3	45	11.7±0.1	106	21.6±0.4	106	14.6±0.7	106	0.80±0.03
6 VII 1985	26	0.406±0.028	26	21.0±0.7	26	49.8±0.3	3	20.3±1.0	5	14.0±0.1	13	24.3±0.9	13	9.2±1.5	13	0.65±0.10
10 VII 1985	26	0.274±0.019	26	22.2±0.6	26	47.8±0.3	3	26.4±1.8	5	11.5±0.2	13	19.0±0.9	13	12.7±1.4	13	0.84±0.10
18 VII 1985	26	0.354±0.022	26	19.3±0.8	26	46.8±0.4	3	22.3±1.3	5	16.8±0.7	13	20.7±0.8	13	7.6±0.9	13	0.72±0.12
24 VII 1985	26	0.375±0.019	26	21.5±1.2	26	48.5±0.5	3	18.4±0.8	5	18.6±0.7	13	20.5±0.6	13	6.0±0.9	13	0.69±0.08
31 VII 1985	24	0.356±0.023	24	16.8±1.0	24	50.0±0.3	3	25.9±1.3	5	15.8±0.5	12	21.3±0.7	12	4.7±0.8	12	0.58±0.08
9 VIII 1985	24	0.324±0.020	24	23.5±0.9	24	48.3±0.3	3	20.9±0.5	5	17.7±0.5	12	20.3±1.0	12	6.8±1.4	12	0.61±0.11
13 VIII 1985	26	0.353±0.010	26	26.3±0.7	26	48.6±0.3	3	23.4±0.8	5	16.0±0.1	13	22.8±0.9	13	12.0±1.2	13	0.77±0.10
18 VIII 1985	26	0.228±0.011	26	28.0±0.5	26	47.5±0.3	—	—	5	13.4±0.3	13	17.3±0.8	13	9.0±0.9	13	0.71±0.10
26 VIII 1985	26	0.191±0.008	26	26.2±0.7	26	48.9±0.3	3	28.0±0.4	5	10.1±0.3	13	19.6±1.2	13	11.3±1.9	13	0.60±0.09
Средние	230	0.318±0.006	230	22.8±0.3	230	48.5±0.1	24	23.2±0.7	45	14.9±0.1	115	20.5±0.3	115	8.9±0.4	115	0.69±0.03

Примечание. n — число наблюдений, $\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$ — средняя и ее ошибка.

203 мм за этот же период в 1985 г. В первый год наблюдений влажность почвы в слое 0—30 см (в среднем 11.7 %) была несколько ниже, чем во второй (14.9 %), а дефицит влажности воздуха достигал 41 мб. В 1985 г. этот показатель не превышал 21 мб. Температура воздуха и освещенность были несколько ниже во второй год наблюдений за водным режимом растений.

Результаты

Интенсивность транспирации заметно различалась по годам наблюдений. В 1984 г. она составляла в среднем 0.41 г/г·ч, в 1985 г. — 0.318 г/г·ч (табл. 1). Во второй год наблюдений в 1.5 раза уменьшилась и амплитуда колебаний этого элемента водного режима (табл. 2). Данный факт, на первый взгляд, кажется не очень понятным, поскольку влажность почвы в 1985 г. была выше. По-видимому, на интенсивность транспирации влияет комплекс внешних и внутренних факторов, определяющий тот или иной уровень испарения воды растениями. Влажность почвы при этом не обязательно должна играть ведущую роль. Правильнее говорить о действии нескольких ведущих факторов, которые совместно обусловливают большую часть вариации изучаемого признака в данных конкретных условиях произрастания.

ТАБЛИЦА 2

Квантильная характеристика интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч,), реального водного дефицита (РВД, %), содержания воды (СВ, %), осмотического давления клеточного сока (ОД, $\times 10^{-1}$ МПа) листьев *Stipa krylovii*

Показатель	Годы	Квантили					$q_{0.9} - q_{0.1}$ (амплитуда)
		$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
ИТ	1984	0.217	0.282	0.386	0.507	0.643	0.426
	1985	0.182	0.223	0.305	0.392	0.478	0.296
	1984—1985	0.188	0.253	0.343	0.448	0.560	0.372
РВД	1984	14.3	18.6	23.1	28.0	35.6	21.3
	1985	15.8	18.9	23.2	26.6	29.4	13.6
	1984—1985	15.3	18.8	23.2	27.3	31.3	16.0
СВ	1984	43.5	46.6	48.9	51.1	52.9	9.4
	1985	45.8	47.1	48.5	49.9	50.8	5.0
	1984—1985	45.0	46.8	48.8	50.3	51.8	6.8
ОД	1984	21.9	23.5	28.8	32.6	40.3	18.4
	1985	18.3	20.7	22.7	26.1	28.5	10.2
	1984—1985	19.6	21.9	24.9	29.4	33.8	14.2

В результате проведенных расчетов выяснилось, что на интенсивность транспирации влияют в основном три фактора: освещенность, влажность почвы и содержание воды в листьях растений. Уравнение множественной регрессии для этой зависимости имеет следующий вид ($R^2 = 0.716$; рис. 1):

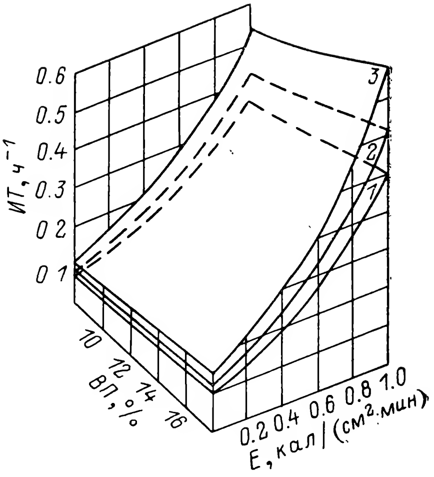
$$y_1 = \frac{0.077}{(52.1 - x_1)^{0.2}} \exp\{1.641x_2 + 0.039x_3\}, \qquad (1)$$

где y_1 — расчетные значения интенсивности транспирации (г/г·ч); x_1 — содержание воды в листьях растений (% от сырого веса); x_2 — освещенность (кал/см^2·мин); x_3 — влажность почвы (%).

Сопоставление расчетных и фактических значений интенсивности транспирации показывает их хорошее согласование. Средние относительная (12.3 %) и квадратическая (15.5 %) ошибки аппроксимации значительно меньше типич-

Рис. 1. Зависимость интенсивности транспирации (ИТ) от освещенности (Е) и влажности почвы (ВП) при различных уровнях содержания воды в листьях растений.

1 — 42.0 % (минимальное среднедневное содержание воды), *2* — 48.5 % (среднее за оба года наблюдений содержание воды), *3* — 51.0 % (максимальное среднедневное содержание воды).



ного для экологических исследований уровня 25 % (Гильманов, 1978). Наибольшее влияние на интенсивность транспирации оказывает освещенность. Вес влияния этого фактора (оцененный по методу Лиепы, 1973) составляет 30.8 %. Влияние на интенсивность транспирации влажности почвы и содержания воды (21.2 и 19.6 % соответственно) несколько уступает влиянию освещенности.

Из формулы (1) видно, что в выражение под экспонентой входят освещенность и влажность почвы. Очевидно, что при сочетании высоких значений этих факторов среды интенсивность транспирации должна быстро возрастать. При ином их сочетании, когда, например, имеет место высокая влажность почвы и низкая освещенность, скорость испарения воды растениями должна снижаться (рис. 1), что мы и наблюдали в 1985 г. Не повышается транспирация и при высоких значениях освещенности в сочетании с низкой влажностью почвы, поскольку в такие периоды наблюдается низкое содержание воды в растениях.

Реальный водный дефицит, если судить по средним значениям, практически не изменялся по годам наблюдений. В 1985 г. средняя за сезон величина этого показателя была несколько меньше, чем в предыдущем году (табл. 1). Однако медиана осталась практически на том же уровне (табл. 2). Самое существенное изменение состоит в том, что амплитуда колебаний водного дефицита уменьшилась почти вдвое во второй год наблюдений (табл. 2). Кроме того, в 1984 г. отмечены самые высокие значения водного дефицита (1 августа — табл. 1), совпадающие с минимальной за оба года наблюдений влажностью воздуха и почвы. Анализ показывает, что реальный водный дефицит определяется в основном двумя факторами — дефицитом влажности воздуха и содержанием воды в листьях растений ($R^2=0.577$):

$$y_2 = 12.6 + 2.147\,(52.1 - x_1)^{0.3} x_4^{0.5}, \qquad (2)$$

где y_2 — расчетные значения реального водного дефицита (%); x_4 — дефицит влажности воздуха (мб.).

Средние относительная и квадратическая ошибки равны соответственно 10.7 и 12.2 %. Вес влияния дефицита влажности воздуха на реальный водный дефицит равен 35.5 %, содержания воды — 22.2 %. Из формулы (2) видно, что реальный водный дефицит быстро растет с увеличением дефицита влажности воздуха и уменьшением содержания воды в листьях растений (рис. 2). Но высокие значения дефицита влажности воздуха в приземном слое (20—30 см), как правило, сочетаются с низкой влажностью поверхностных горизонтов почвы. Поэтому увеличение сухости воздуха и почвы способствует увеличению реального водного дефицита (и снижению содержания воды в листьях) из-за того, что поток воды через растения сокращается.

С другой стороны, при низком дефиците влажности воздуха реальный водный дефицит в листьях может снижаться потому, что в ночные и утренние часы растения (при отсутствии транспирации) поглощают конденсационную влагу.

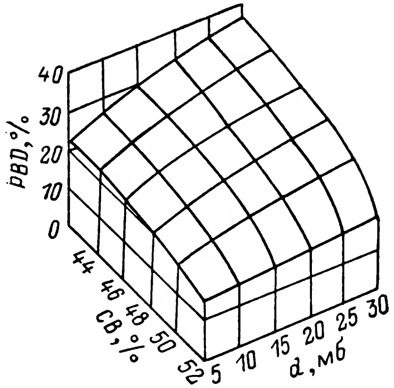


Рис. 2. Зависимость реального водного дефицита (РВД) от содержания воды в листьях растений (СВ) и дефицита влажности воздуха (*d*).

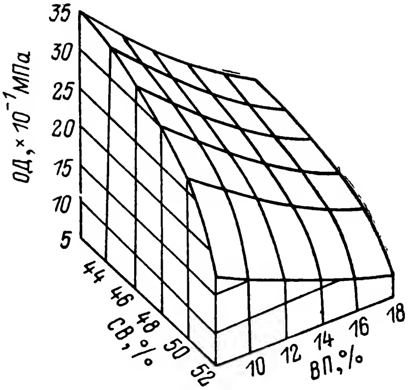


Рис. 3. Зависимость осмотического давления клеточного сока (ОД) от содержания воды в листьях растений (СВ) и влажности почвы (ВП).

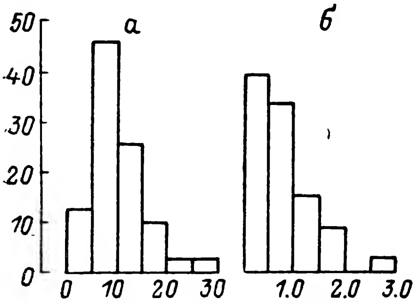


Рис. 4. Частотное распределение величин живой надземной фитомассы и массы одного побега.

По оси абсцисс: *а* — живая надземная фитомасса (% от общей массы травостоя), *б* — масса одного побега (г), по оси ординат — частота (%).

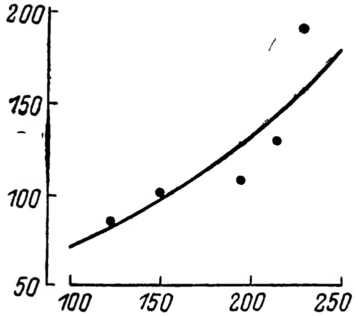


Рис. 5. Зависимость погодичной динамики величины живой надземной фитомассы от количества осадков предшествующего года.

По оси абсцисс — количество осадков (мм), по оси ординат — фитомасса (кг/га).

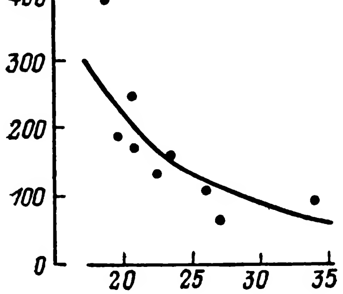


Рис. 6. Зависимость сезонной динамики величины живой надземной фитомассы от реального водного дефицита в листьях растений.

По оси абсцисс — реальный водный дефицит (%), по оси ординат — величины фитомассы (кг/га).

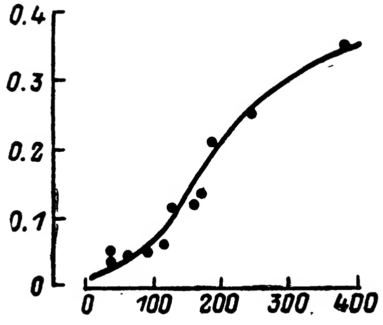


Рис. 7. Зависимость расхода воды растениями от величины живой надземной фитомассы.

По оси абсцисс — фитомасса (кг/га), по оси ординат — расход воды (мм/день).

Содержание воды в листьях растений было практически одинаковым в оба года наблюдений (табл. 1). Однако следует отметить тот факт, что амплитуда колебаний оводненности листьев в 1985 г. была почти вдвое меньше таковой в 1984 г. (табл. 2). Это увеличение амплитуды в первый год наблюдений обусловлено, по-видимому, большей амплитудой влажности почвы и воздуха, отмеченной в 1984 г. В целом же этот элемент водного режима растений малоподвижен, а амплитуда его колебаний не превышала 9.5 % (табл. 2).

Расчеты показали, что содержание воды связано простой зависимостью с реальным водным дефицитом ($R^2=0.581$):

$$y_3 = 56.1 - 0.322x_5, \qquad (3)$$

где y_3 — расчетные значения содержания воды в листьях растений (%), x_5 — реальный водный дефицит. Среднеквадратическая ошибка аппроксимации равна 2.8 %.

Тот факт, что содержание воды в растении по формуле (3) связано только с реальным водным дефицитом, по-видимому, еще не означает, что этот элемент водного режима не зависит от влажности почвы и воздуха. При усилении сухости эта зависимость может проявляться опосредованно (как и в случае с реальным водным дефицитом), через сокращение потока воды по растению. Иными словами можно сказать, что отсутствие зависимости содержания воды от влажности почвы может свидетельствовать о том, что условия произрастания были близки к оптимальным.

Осмотическое давление клеточного сока является подвижным и отзывчивым на изменения влажности почвы элементом водного режима растений. Реакция этого показателя на влажность почвы такова, что его типичный максимум ($q_{0.9}$) в более влажный год был даже несколько меньше, чем медиана в предшествующий ему 1984 г. (табл. 2). Вместе со значительным уменьшением осмотического давления в 1985 г. регистрируется и сужение амплитуды этого показателя (почти в 2 раза).

Проведенный анализ показал, что наиболее существенное влияние на осмотическое давление клеточного сока оказывают влажность почвы и содержание воды в листьях ($R^2=0.808$; рис. 3):

$$y_4 = 9.2 + 35.0(52.1 - x_1)^{0.2} \exp\{-0.077x_3\}, \qquad (4)$$

где y_4 — расчетные значения осмотического давления ($\times 10^{-1}$ МПа).

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации составляют 9.0 и 12.0 %. Влажность почвы оказывает наибольшее влияние (71.5 %) на осмотическое давление, почти на порядок превышающее влияние содержания воды (9.3 %).

Продуктивность надземной фитомассы и расход воды растениями. *Stipa krylovii* принимает заметное участие в сложении сообщества. В наиболее благоприятные периоды условий произрастания этот вид составляет до 30 % от общей массы травостоя (рис. 4, *а*), но наиболее часто от 5 до 10 %. Вместе с тем частотное распределение растений по массе (рис. 4, *б*) свидетельствует о резком преобладании небольших (вегетативных) побегов.

Величина надземной фитомассы этого вида (табл. 3) изменялась в широких пределах по годам наблюдений. Наибольшая величина фитомассы была отмечена в 1985 г., наименьшая— в 1982 и 1983 гг. Удалось выяснить, что погодичная динамика надземной фитомассы (рассчитанная как средняя за июль—август каждого года) определяется суммой осадков в июле—сентябре предшествующего года ($r=0.881$; рис. 5). В этот же период предшествующего года происходит кущение (устное сообщение И. В. Борисовой и Т. А. Поповой), поэтому условия увлажнения могут оказывать существенное влияние на уровень надземной фитомассы следующего года.

ТАБЛИЦА 3

Динамика величины надземной фитомассы (числитель, кг/га) и расход воды растениями (знаменатель, мм/дек.)

Годы	Июнь			Июль			Август			Сентябрь		Расход воды		
	декады											всего	в среднем за	
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II		декаду	месяц
1982	—	—	—	$\frac{40.4}{0.32}$	$\frac{66.6}{0.47}$	$\frac{33.6}{0.29}$	$\frac{107.6}{0.81}$	$\frac{101.0}{0.74}$	$\frac{160.4}{1.46}$	—	—	$\overline{4.1}$	$\overline{0.7}$	$\overline{2.1}$
1983	$\frac{8.2}{0.20}$	$\frac{25.2}{0.25}$	$\frac{39.0}{0.31}$	$\frac{66.8}{0.47}$	$\frac{117.8}{0.92}$	$\frac{92.8}{0.67}$	$\frac{153.4}{1.36}$	$\frac{86.4}{0.61}$	$\frac{124.0}{0.99}$	$\frac{109.0}{0.82}$	$\frac{62.3}{0.44}$	7.0	$\overline{0.6}$	$\overline{1.9}$
1984	$\frac{28.7}{0.27}$	$\frac{62.0}{0.44}$	$\frac{37.3}{0.30}$	$\frac{39.7}{0.32}$	$\frac{183.8}{1.80}$	$\frac{131.0}{1.07}$	$\frac{92.7}{0.67}$	$\frac{215.6}{2.25}$	$\frac{114.6}{0.88}$	$\frac{83.0}{0.58}$	—	$\overline{8.6}$	$\overline{0.9}$	$\overline{2.6}$
1985	—	—	—	$\frac{242.6}{2.60}$	$\frac{172.2}{1.63}$	$\frac{388.3}{3.47}$	$\frac{159.5}{1.45}$	$\frac{62.5}{0.44}$	$\frac{115.3}{0.89}$	—	—	$\overline{10.5}$	$\overline{1.8}$	$\overline{5.2}$
1986	—	—	—	$\frac{135.9}{1.13}$	$\frac{94.6}{0.68}$	$\frac{115.8}{0.89}$	$\frac{135.9}{1.13}$	$\frac{46.6}{0.35}$	$\frac{71.4}{0.50}$	—	—	$\overline{4.7}$	$\overline{0.8}$	$\overline{2.3}$

Были предприняты попытки выявить влияние факторов среды на сезонную динамику величины надземной фитомассы, которые, однако, оказались безрезультатными. Вместе с тем обнаружилась сравнительно тесная зависимость ее колебаний (при величинах, превышающих 4 г/м^2) от реального водного дефицита в листьях растений (r=—0.796; рис. 6).

ТАБЛИЦА 4

Оценка элементов водного баланса *Stipa krylovii*

Год	А	Б	А+Б	В	(А+Б)—В	Г	Д
1982	167.0	71.0	238.0	47.8	190.2	4.1	2.2
1983	239.9	26.2	266.1	42.2	223.9	7.0	3.1
1984	316.9	43.1	360.0	71.9	288.1	8.6	3.0
1985	146.3	53.0	199.3	38.1	161.2	10.5	6.5

Примечание. А — сумма осадков (мм), выпавших за период наблюдений; Б — запас влаги (мм) в слое почвы 0—30 см перед началом наблюдений; В — запас влаги (мм) в слое почвы 0—30 см после окончания наблюдений; Г — расход воды растениями (мм) за период наблюдений; Д — расход воды растениями (% от общего расхода воды из почвенного слоя 0—30 см за период наблюдений при условии отсутствия стока).

Урожай надземной фитомассы является основным фактором, определяющим расход воды растениями (r=0.960; рис. 7). Эта зависимость выражается формулой:

$$y_5 = \frac{0.360}{19.844 \exp\{-0.0162x_6\} + 1}, \qquad (5)$$

где y_5 — расчетные значения расхода воды растениями (мм/день), x_6 — надземная фитомасса (кг/га).

Исходя из этого появилась возможность рассчитать расход воды растениями данного вида во все сроки наблюдений за динамикой фитомассы (табл. 3) и оценить элементы водного баланса ковыля Крылова (табл. 4). Из этих данных видно, что растения расходуют на испарение 2—7 % от общих потерь воды из почвенного слоя 0—30 см.

Обсуждение

Сезонная динамика элементов водного режима *Stipa krylovii*, как показал анализ наблюдений, тесно связана с динамикой факторов среды. Реальный водный дефицит зависит в основном от дефицита влажности воздуха. При высокой влажности воздуха водный дефицит может снижаться за счет усвоения растениями конденсационной влаги. С усилением сухости воздуха и почвы поток воды по растению сокращается, результатом чего является снижение содержания воды в листьях и увеличение реального водного дефицита. Уменьшение влажности почвы приводит к увеличению осмотического давления клеточного сока и снижению интенсивности транспирации. Этому же способствует и соответствующее снижение содержания воды в листьях, т. е. при быстром и выходящем за пределы обычных колебаний иссушения воздуха и почвы показатели водного режима растений быстро смещаются на свои граничные значения, что свидетельствует о резком ухудшении состояния водного баланса.

Расход воды растениями зависит в основном от степени развития их надземной фитомассы. Колебания интенсивности транспирации практически не оказывают влияния на эту статью водного баланса. Вместе с тем сезонная динамика величины надземной фитомассы определяется реальным водным дефицитом в листьях растений и не зависит непосредственно от изменений факторов среды. Улучшение условий произрастания и уменьшение водного дефицита сопровождаются заметным увеличением надземной фитомассы, что связано, по-видимому, с активизацией процессов фотосинтеза. Ухудшение условий произрастания и увеличение водного дефицита приводят, по всей видимости, к снижению фотосинтеза, угнетению растений и увеличению доли отпада их зеленой массы. В этой связи, вероятно, уместно вспомнить о том, что быстрое усиление сухости почвы и воздуха может опережать физиологические возможности стипаксерофитов (к которым может быть отнесен и ковыль Крылова) изменять всю совокупность норм и скоростей физиологических процессов (Колпиков, 1957; Генкель, Абдиева, 1971; Горшкова, 1971). Поэтому подробное экологическое изучение показателей водного режима растений становится актуальным не только для получения их формальной экологической характеристики, но и в ценотическом аспекте, помогая раскрыть те стороны существования растений в сообществе, которые могут быть обусловлены их физиологическим состоянием.

Авторы благодарны за обсуждение статьи и высказанные замечания Н. Н. Измайловой и А. Г. Боголюбову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова И. А., Измайлова Н. Н., Максимович С. В. Водный баланс и продуктивность разнотравно-злаковой карагановой степи в Восточном Хангае (МНР) // Экология. 1982. № 3. С. 6—12. — *Буевич З. Г.* Жизненные формы растений // Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия (сомон Тэвшрулэх). М.: Наука, 1983. С. 130—135. — *Васильев С. В., Долгопольская Н. Л., Зархидзе В. А., Сергеев Г. Е.* Квантильные диаграммы и их использование для характеристики особенностей динамики численности животных // Тр. ВИЗР. 1973. Вып. 39. С. 107—118. — *Васильев С. В., Поляков И. Я., Сергеев Г. Е.* Теория и методы использования моделирования и ЭВМ в защите растений // Тр. ВИЗР. 1976. Вып. 50. С. 61—106. — *Вучков И. Н., Бояджиева Л. Н., Солаков Е. Б.* Прикладной линейный регрессионный анализ. М.: Финансы и статистика, 1987. 239 с. — *Генкель П. А., Абдиева Р. Г.* О жароустойчивости гемиксерофитов // Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971. С. 227—245. — *Гильманов Т. Г.* Математическое моделирование биогеохимических циклов в травянистых экосистемах. М.: Изд-во МГУ, 1978. 168 с. — *Горшкова А. А.* Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск: Изд-во СО АН СССР, 1971. С. 5—113. — *Горшкова А. А., Зверева Г. К.* Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука, 1982. С. 19—41. — *Горшкова А. А., Яблокова Л. П., Назын-Оол О. А.* Основные черты водного режима степных растений Тувы // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука, 1982. С. 140—154. — *Дрейпер Н., Смит Г.* Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика, 1973. 392 с. —

Измайлова Н. Н. Водный режим растений горной лесостепи Восточного Хангая // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука, 1978. С. 115—119. — *Колпиков Д. И.* Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости стипаксерофитов // Памяти академика Н. А. Максимова. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 57—68. — *Лавренко Е. М.* О растительности степей и пустынь Монгольской Народной Республики // Пробл. освоения пустынь. 1978. № 1. С. 3—19. — *Лиепа И. Я.* К оценке математической модели // Учен. зап. Латв. гос. ун-та. 1973. Т. 181. С. 70—76. — *Смирнов Н. В.*, *Дунин-Барковский И. В.* Краткий курс математической статистики для технических приложений. М.: Физматгиз, 1959. 435 с. — *Чойжамц Б.* Краткая характеристика ковылей лесостепной зоны МНР // Структура и динамика степных экосистем МНР. М.: Наука, 1974. С. 156—160. — *Чойжамц Б.* К экологии злаков Восточного Хангая (МНР): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1978. 20 с. — *Юл Д. Э.*, *Кендэл М. Д.* Теория статистики. М.: Госстатиздат, 1960. 779 с. — *Юнатов А. А.* Кормовые растения пастбищ и сенокосов МНР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 351 с. — *Izmajlova N. N.* Die Regulierung des Wasserhaushalts der Pflanzen unter den ökologischen Bedingungen des Ost-Changai (MVR) // Fed. Repert. 1985. Bd 96. Hf 5—6. S. 467—477.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН МНР,
Улан-Батор.

Получено 19 II 1988.

УДК (581.5+581.524) : 634.948 : 58.006

Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

Д. Н. Сабуров

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ВИДОВ РАСТЕНИЙ КОРЕННЫХ ЛЕСОВ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

D. N. SABUROV. ECOLOGO-COENOTICAL GROUPS OF THE PLANT SPECIES IN THE PRIMARY FORESTS OF THE CENTRAL-FOREST RESERVATION

В Центрально-Лесном заповеднике (Калининская обл.) выделены эколого-ценотические группы (ЭЦГ) растений нижних ярусов коренных лесов. ЭЦГ охарактеризованы по их экологии, жизненным формам, типам ареалов, фитоценоритмотипам. Проведено сравнение ЭЦГ с группами характерных видов таксонов сигматистских классификаций Центральной Европы. Рассмотрено применение классификации по ЭЦГ при геоботаническом картографировании.

Классификация растительности по эколого-ценотическим группам видов (ЭЦГ) является одним из вариантов сигматистских классификаций, основанных на табличной обработке массового материала геоботанических описаний. Принципы и методы такой классификации наиболее полно изложены А. Н. Лукичевой (Лукичева, Сабуров, 1971). По эколого-ценотическим группам была проведена классификация северотаежных лесов Пинежского заповедника (Архангельская обл.) и лугов Центральной России (Сабуров, 1972, 1984).

В данной статье мы анализируем состав эколого-ценотических групп видов на примере коренных ельников и сосняков Центрально-Лесного заповедника, являющегося одним из последних сохранившихся массивов разновозрастных южно-таежных лесов центральной части Русской равнины, не горевших и не рубившихся на протяжении минимум 300 лет (Структура и продуктивность. . ., 1974; Факторы регуляции. . ., 1984).

Для целей классификации проведена табличная обработка 697 геоботанических описаний коренных ельников и сосняков. Из-за невозможности поместить в краткой публикации обзорную разделительную таблицу (20 столбцов по вертикали и более 250 строк по горизонтали) результаты обработки приведены в виде схемы (рис. 1). Из рис. 1 видно, что: 1) ассоциации выделяются по доминированию, субдоминированию и составу экологических групп видов ярусов растительности; 2) группы ассоциаций выделяются по доминированию и субдоминированию серий ЭЦГ; 3) формации устанавливаются по доминантам эдификаторного (в данном случае древесного) яруса; 4) ценотические амплитуды и ареалы доминирования ЭЦГ травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов не вполне совпадают, что является отражением инкумбации ярусов.

Таким образом, ЭЦГ прежде всего — коллективные доминанты и характерные виды определенных единиц геоботанической классификации.

В каждой из установленных нами ЭЦГ коренных лесов Центрально-Лесного заповедника выделяются: а) «лидеры» — виды, наиболее обильные в данной ЭЦГ, выступающие как доминанты растительных сообществ в своем фитоценотическом оптимуме (Раменский, 1953; Сабуров, 1984); б) «диагностические виды» — наиболее обильные и константные для данной ЭЦГ, в ряде случаев выступающие как субдоминанты или содоминанты растительных сообществ (Дыренков и др., 1975); в) «подтверждающие виды» — имеющие сходную (порой более широкую) с диагностическими видами ценотическую амплитуду, но часто малообильные и с трудом обнаруживаемые при маршрутных исследованиях.

Эколого-ценотические группы объединяются в свиты по общности экологии и характера географических и синэкологических ареалов вида.

В коренных лесах Центрально-Лесного заповедника выделены следующие ЭЦГ травяно-кустарничкового яруса (рис. 1).

А. Свита ЭЦГ болотных циркумполярных бореальных и гипоарктических видов

1. Andromeda — подбеловая ЭЦГ циркумполярных бореальных и гипоарктических вечнозеленых кустарничков и преимущественно зимнезеленых гемикриптофитных трав олиготрофных болотных местообитаний. Лидеры: *Andromeda polifolia*,[1] *Eriophorum vaginatum*. Диагностические виды: *Empetrum nigrum*, *Carex limosa*, *C. pauciflora*, *C. magellanica*, *Oxycoccus palustris*, *Drosera anglica*.

2. Ledum — багульниковая ЭЦГ циркумполярных бореальных и гипоарктических вечно- и летнезеленых кустарничков и гемикриптофитных зимнезеленых трав заболоченных олиготрофных и олиго-мезотрофных местообитаний. Лидеры: *Carex globularis*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*. Диагностические виды: *Chamaedaphne calyculata*, *Carex canescens*, *C. brunescens*, *Listera cordata*.

3. Menyanthes — вахтовая ЭЦГ циркумполярных бореальных гигрофитных гемикриптофитов болотных мезотрофных и олиго-мезотрофных местообитаний. Лидеры: *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*. Диагностические виды: *Naumburgia thyrsiflora*, *Carex lasiocarpa*, *C. nigra*.

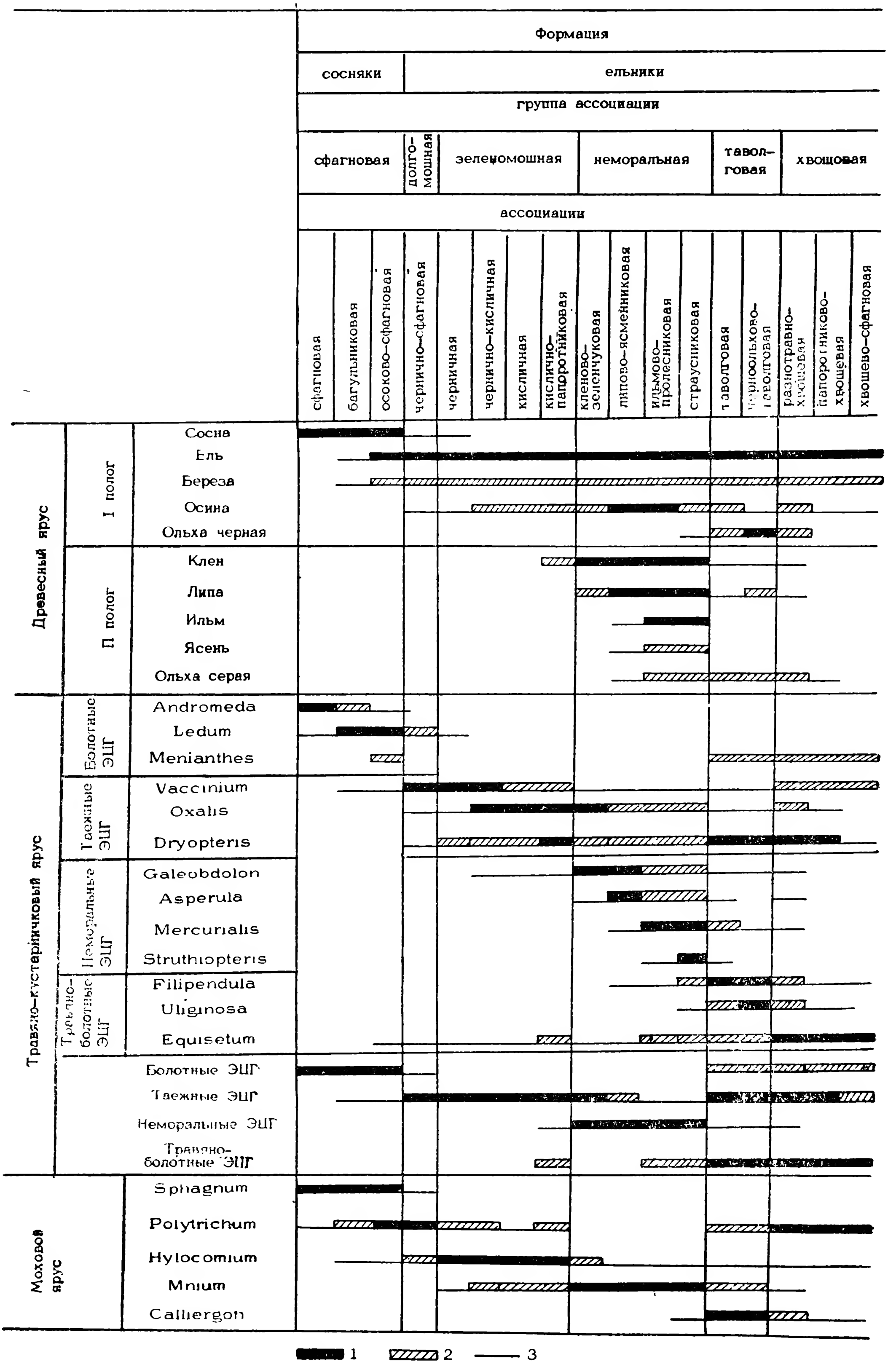
Б. Свита бореальных темнохвойно-таежных ЭЦГ

4. Vaccinium — черничная ЭЦГ циркумполярных бореальных вечно- и летнезеленых кустарничков и летне- и зимнезеленых гемикриптофитных трав влажных олиго-мезотрофных местообитаний. Лидеры: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-edaea*. Диагностические виды: *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*. Подтверждающие виды: *Orthilia secunda*, *Pyrola minor*, *Lycopodium clavatum*, *Coodyera repens*, *Corallorhiza trifida*.

5. Oxalis — кисличная ЭЦГ преимущественно зимне- и летнезеленых циркумполярных (реже европейских) геофитов и гемикриптофитов свежих мезотрофных и олиго-мезотрофных местообитаний. Лидеры: *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Thelypteris phegopteris*. Диагностические виды: *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Pyrola rotundifolia*, *Moneses uni-*

---

[1] Номенклатура видов дана по: Миняев Н. А., Конечная Г. Ю., 1976.


Формация
сосняки
ельники
группа ассоциации
сфагновая
долгомошная
зеленомошная
неморальная
таволговая
хвощовая
ассоциации
сфагновая
багульниковая
осоково-сфагновая
чернично-сфагновая
черничная
чернично-кисличная
кисличная
кислично-папоротниковая
кленово-зеленчуковая
липово-ясменниковая
ильмово-пролесниковая
страусниковая
таволговая
черноольхово-таволговая
разнотравно-хвощевая
папоротниково-хвощевая
хвощево-сфагновая
Древесный ярус
I полог
Сосна
Ель
Береза
Осина
Ольха черная
II полог
Клен
Липа
Ильм
Ясень
Ольха серая
Травяно-кустарничковый ярус
Болотные ЭГ
Andromeda
Ledum
Menianthes
Таежные ЭГ
Vaccinium
Oxalis
Dryopteris
Неморальные ЭГ
Galeobdolon
Asperula
Mercurialis
Struthiopteris
Травяно-болотные ЭГ
Filipendula
Uliginosa
Equisetum
Болотные ЭГ
Таежные ЭГ
Неморальные ЭГ
Травяно-болотные ЭГ
Моховой ярус
Sphagnum
Polytrichum
Hylocomium
Mnium
Calliergon
1
2
3

flora, *Huperzia selago*. К кисличной ЭЦГ в Центрально-Лесном заповеднике можно отнести виды, наиболее обильные и константные в производных лесах.

6. Dryopteris — крупнопапоротниковая ЭЦГ циркумполярных бореальных гемикриптофитов свежих, влажных и сырых мезотрофных и мезоэвтрофных местообитаний. Диагностические виды: *Dryopteris dilatata*, *D. carthusiana*, *Athyrium filix-femina*.

В. Свита травяно-болотных бореальных видов

7. Equisetum — хвощевая ЭЦГ циркумполярных бореальных геофитов сырых местообитаний. Диагностические виды: *Equisetum sylvaticum*, *E. pratense*.

8. Filipendula — таволговая ЭЦГ преимущественно евро-азиатских, реже евро-сибирских и циркумполярных бореальных летнезеленых (реже зимнезеленых) гемикриптофитных трав сырых мезофитных местообитаний. Лидеры: *Filipendula denudata*, *Geum rivale*, *Cirsium oleraceum*, *Chrysosplenium alternifolium*. Диагностические виды: *Calamagrostis canescens*, *Veronica longifolia*, *Lysimachia vulgaris*, *Crepis paludosa*, *Cirsium heterophyllum*, *Angelica sylvestris*, *Myosotis palustris*, *Lythrum salicaria*, *Equisetum palustre*, *Aconitum septentrionale*, *Scirpus sylvaticus*, *Carex vesicaria*, *Galium uliginosum*, *Mentha arvensis*, *Cardamine pratensis*, *Carex rostrata*. Подтверждающие виды: *Stachys palustris*, *Geranium palustre*, *Viola palustris*, *Trollius europaeus*, *Polemonium coeruleum*, *Stellaria diffusa*, *Antriscus sylvestris*, *Valeriana exaltata*, *Poa palustris*, *Ligularia sibirica*, *Veronica beccabunga*, *Carex elongata*.

9. Uliginosa — топяная ЭЦГ преимущественно циркумполярных бореальных летнезеленых (реже зимнезеленых) гемикриптофитов мокрых заболоченных мезо-эвтрофных и эвтрофных местообитаний. Диагностические виды: *Iris pseudacorus*, *Glyceria lithuanica*, *Typha latifolia*, *Urtica dioica*, *Ranunculus repens*, *Thelypteris palustris*, *Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis phragmitoides*, *Calla palustris*, *Galium palustre*, *Carex cespitosa*, *Cardamine amara*, *Carex acuta*. Подтверждающие виды: *Alisma plantago-aquatica*, *Symphitum officinale*, *Cicuta virosa*, *Scutellaria galericulata*, *Peucedanum palustre*, *Solanum dulcamara*, *Ranunculus lingua*, *Carex disperma*.

Г. Свита неморальных, преимущественно европейских видов

10. Galeobdolon — зеленчуковая ЭЦГ европейских, реже евро-азиатских неморальных вечнозеленых, летнезеленых и эфемероидных геофитов и гемикриптофитов свежих мезо-эвтрофных местообитаний. Лидеры: *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*, *Anemone nemorosa*. Диагностические виды: *Milium effusum*, *Melica nutans*, *Carex digitata*, *Viola riviniana*, *Paris quadrifolia*, *Circaea alpina*, *Convallaria majalis*.

11. Asperula — ясменниковая (снытевая) ЭЦГ европейских, реже евро-азиатских неморальных зимнезеленых, вечнозеленых и эфемероидных гемикриптофитов, реже геофитов, мезо-эвтрофных и эвтрофных свежих и влажных местообитаний. Диагностические виды: *Asperula odorata*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Festuca altissima*, *Hepatica nobilis*, *Orobus vernus*, *Anemone ranunculoides*. Подтверждающие виды: *Viola mirabilis*, *Actaea spicata*, *Dryopteris filix-mas*, *Adoxa moschatellina*, *Polygonatum officinale*, *Neottia nidus-avis*, *Mycelis muralis*, *Geranium robertianum*, *Cystopteris sudetica*.

Рис. 1. Схема классификации коренных лесов Центрально-Лесного заповедника по эколого-ценотическим группам видов растений.

1 — доминанты и содоминанты, *2* — субдоминанты, *3* — ассектаторы.

12. Mercurialis — пролесниковая группа европейских, реже евро-азиатских неморальных летнезеленых, реже зимнезеленых и эфемероидных гемикриптофитов сырых эвтрофных местообитаний. Лидер: *Mercurialis perennis*. Диагностические виды: *Stellaria nemorum*, *Impatiens noli-tangere*, *Carex sylvatica*, *Ranunculus cassubicus*, *Ficaria verna*, *Corydalis solida*.

13. Struthiopteris — страусниковая ЭЦГ европейских и евро-азиатских, реже евро-сибирских и циркумполярных неморальных преимущественно летнезеленых гемикриптофитов мокрых эвтрофных местообитаний. Лидер: *Matteuccia struthiopteris*. Диагностические виды: *Lunaria rediviva*, *Campanula latifolia*. Подтверждающие виды: *Cinna latifolia*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Polystichum braunii*.

Из видов неморальной свиты в производных лесах увеличивается участие *Aegopodium podagraria*, *Stellaria nemorum*, *S. holostea*, *Melica nutans*, *Festuca altissima*, появляются *Veronica chamaedrys*, *Ajuga reptans*, *Glechoma hederacea*. В производных лесах более выражен аспект эфемероидов: на мезотрофных местообитаниях — пролески дубравной, на более богатых и влажных — пролески лютичной, чистяка, хохлатки.

ЭЦГ мохового яруса в Центрально-Лесном заповеднике выделены с меньшей полнотой, чем для травяно-кустарничкового яруса. В них включены только лидеры и диагностические виды.

1. Sphagnum — сфагновая ЭЦГ верховых болот: *Sphagnum magellanicum*, *S. fuscum*, *S. angustifolium*, *S. balticum*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum strictum*.

2. Polytrichum — долгомошная ЭЦГ сырых и заболоченных лесов: *Sphagnum girgensohnii*, *Polytrichum commune*.

3. Hylocomium — зеленомошная ЭЦГ видов темнохвойной тайги: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberii*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *D. majus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Plagiochila asplenioides*.

4. Mnium — мниумовая (тонкомошная) ЭЦГ видов южно-таежных и неморальных лесов: *Mnium affine*, *M. rugicum*, *M. cuspidatum*, *Rhodobrium roseum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Brachytecium curtum*, *Cirryphyllum* sp.

5. Calliergon — гипновая ЭЦГ видов низинных болот: *Calliergon giganteum*, *C. stramineum*, *Drepanocladus uncinatus*, *D. aduncus*, *Climacium dendroides*, *Sphagnum squarrosum*, *Calliergonella cuspidata*.

Может возникнуть вопрос: не являются ли ЭЦГ всего лишь результатом одного из многочисленных методов обработки геоботанических описаний для целей классификации растительности? Являются ли они естественными, реально существующими в природе?

Прежде всего виды ЭЦГ сходны, хотя и не вполне идентичны, по их экологии. Для лесов Ленинградской обл. (Федорчук, 1976) и лугов Центральной России (Сабуров, 1984) было прослежено сходство видов ЭЦГ по экологическим шкалам Раменского. ЭЦГ Центрально-Лесного заповедника также относительно четко подразделяются по градациям увлажненности и трофности шкал Раменского (Раменский и др., 1956) и градациям кислотности почв и содержания азота шкал Элленберга (Ellenberg, 1979).

1. Андромедовая ЭЦГ включает виды сырых и заболоченных (ступени шкал Раменского 86—93 для синэкологического оптимума ЭЦГ), олиготрофных (ступени шкал Раменского 1—4 для синэкологического оптимума ЭЦГ), крайне оксилофитных (градации шкал Элленберга 1—2) и очень бедных азотом (градации шкал Элленберга 1—2) местообитаний. К относительно дренированным (76—86) местообитаниям кочек приурочены болотные кустарнички, к ровным сфагновым коврам (увлажнение 89—98) — пушица, клюква, осоки.

2. Багульниковая ЭЦГ состоит из видов влажных и сырых (70—87), олиготрофных и олиго-мезотрофных (7—9), среднекислых (2—3 по шкалам Элленберга), бедных азотом (2—3 по шкалам Элленберга) местообитаний.

3. Вахтовая ЭЦГ состоит из видов болотных и обводненных (93—106), олиго-мезотрофных (3—5), кислых (2—3) местообитаний.

4. Черничная ЭЦГ включает виды преимущественно влажных (63—78), олиго-мезотрофных (3—7), кислых (3—4), бедных азотом (2—3) местообитаний. Брусника и плаун булавовидный имеют более широкую амплитуду по увлажненности, встречаются на свежих боровых местообитаниях.

5. Кисличная ЭЦГ состоит из видов свежих и влажных (62—76), мезотрофных (5—8), слабокислых (3—5) обедненных азотом (4—5) местообитаний. Виды, наиболее обильные в производных лесах и на вырубках, — земляника, костяника, иван-чай и другие — имеют более широкие экологические амплитуды, встречаются как на свежих, так и на мезо-эвтрофных местообитаниях.

6. Крупнопапоротниковая ЭЦГ встречается в широком диапазоне показателей увлажнения (66—90) и минерального питания (3—6). Входящие в нее папоротники объединяются относительным светолюбием, приуроченностью к вывалам, к изреженным участкам древостоев, просветам в кронах. Виды этой группы несколько различны по экологии. *Dryopteris dilatata* наиболее олиготрофен, имеет широкую амплитуду по увлажнению от свежих до сырых местообитаний. *Dryopteris carthusiana* — вид свежих и влажных слабокислых местообитаний. *Athyrium filix-femina* несколько более влаголюбив и приурочен в основном к мезо-эвтрофным местообитаниям.

7. Хвощевая ЭЦГ также, как крупнопапоротниковая, имеет в заповеднике широкую амплитуду по увлажнению (75—96) и минеральному питанию (5—11). Хвощи — хорошие индикаторы внутрипочвенного стока. Во влажные годы они появляются по проточным понижениям в ельниках черничных, кисличных и неморальных, почти исчезая здесь в засушливые годы. Луговой и лесной хвощи часто встречаются вместе, но первый из них доминирует на более богатых, второй — на более бедных местообитаниях.

8. Таволговая ЭЦГ включает виды заболоченных и сырых (77—96), мезотрофных и мезо-эвтрофных (7—13), слабокислых и нейтральных местообитаний. Виды, наиболее обильные в производных лесах, — дудник, бодяк разнолистный, купальница и другие — встречаются на влажных и свежих, а также олиго-мезотрофных местообитаниях.

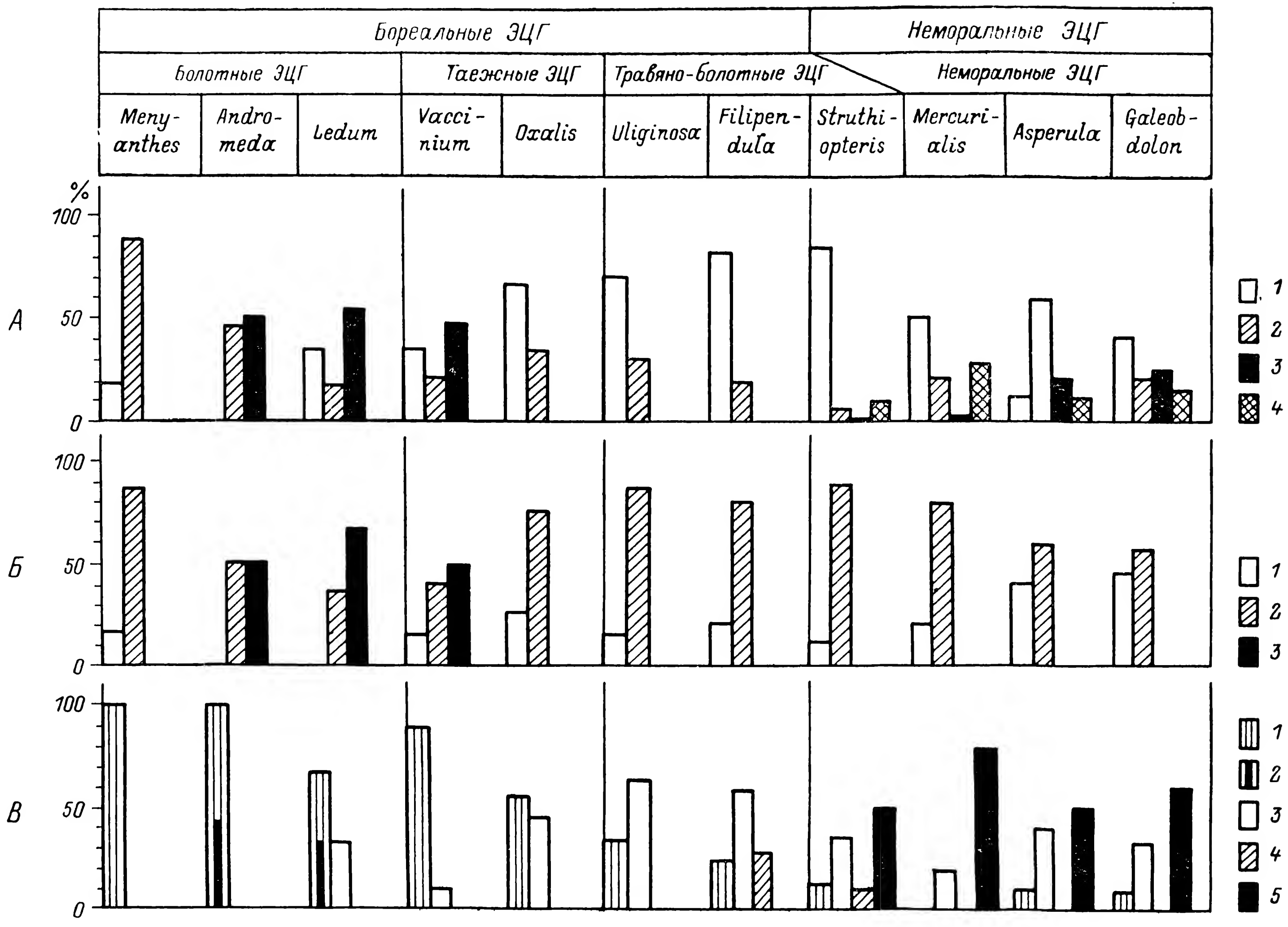
9. Топяная ЭЦГ состоит из видов болотных и обводненных (88—104), мезо-эвтрофных и эвтрофных (9—14), слабокислых и нейтральных (6—8), в разной степени обогащенных азотом местообитаний. В ЭЦГ выделяются эвтрофные полуводные виды: *Iris pseudacorus*, *Typha latifolia*, *Glyceria lithuanica*, *Alisma plantago-aquatica*, встречающиеся на участках с подтоком карбонатных вод. В слабопроточных мочажинах обильны *Calla palustris*, *Thelypteris palustris*, *Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis purpurea*, *Cicuta virosa*, *Galium palustre*, *Carex cespitosa*. На необводненных эвтрофных участках встречаются *Urtica dioica*, *Ranunculus repens*, *Symphytum officinale*, *Caltha palustris*, *Solanum dulcamara*, *Peucedanum palustre*, *Cardamine amara*. Интересно, что нитрофилы (крапива, лютик ползучий, окопник) в коренных лесах Центрально-Лесного заповедника — топяные виды, но в антропогенной растительности — это сорняки и рудералы. В елово-черноольховых топях они встречаются не потому, что там много воды, а потому, что там много азота.

10. Зеленчуковая ЭЦГ состоит из видов свежих и влажных (54—74), мезо-эвтрофных (8—12), нейтральных или слабокислых (6—7), обогащенных азотом местообитаний.

11. Ясменниковая ЭЦГ включает виды влажных (62—70), мезотрофных и мезо-эвтрофных (9—13), нейтральных (6—7), обогащенных азотом (5) местообитаний.

12. Пролесниковая ЭЦГ состоит из видов сырых (72—82), мезо-эвтрофных и эвтрофных (9—15), нейтральных (7), обогащенных азотом (5) местообитаний.

13. Страусниковая ЭЦГ включает виды мокрых и слабообводненных (72—95), эвтрофных (10—16), нейтральных (6—7), обогащенных азотом местообитаний.


Бореальные ЭЦГ
Неморальные ЭЦГ
Болотные ЭЦГ
Таежные ЭЦГ
Травяно-болотные ЭЦГ
Неморальные ЭЦГ
Menyanthes
Andromeda
Ledum
Vaccinium
Oxalis
Uliginosa
Filipendula
Struthiopteris
Mercurialis
Asperula
Galeobdolon
%
100
50
0
A
Б
B
1
2
3
4
5

Виды с разными фитоценоритмотипами, жизненными формами, типами ареалов отнюдь не случайно распределяются по эколого-ценотическим группам (рис. 2). Вечнозеленые виды (рис. 2, *А*) составляют примерно половину андромедовой, багульниковой, черничной ЭЦГ, около четверти видов ясменниковой и зеленчуковой ЭЦГ. Летнезеленые виды доминируют в травяно-болотной свите, в кисличной, страусниковой, пролесниковой ЭЦГ, в остальных ЭЦГ, кроме андромедовой, на их долю приходится от четверти до половины числа видов. Зимнезеленые виды присутствуют во всех ЭЦГ, но наиболее многочисленны в вахтовой, ясменниковой, андромедовой группах. Весеннезеленые эфемероиды встречаются только в неморальной свите.

Как это свойственно таежным флорам, в лесах Центрально-Лесного заповедника преобладают гемикриптофиты. Они доминируют по числу видов в травяно-болотной и неморальной свитах, в кисличной и вахтовой ЭЦГ (рис. 2, *Б*). Кустарнички составляют около половины андромедовой, багульниковой, черничной ЭЦГ. Геофиты и геофиты-гемикриптофиты присутствуют в большинстве ЭЦГ, за исключением андромедовой и багульниковой, но наиболее многочисленны в кисличной, ясменниковой и зеленчуковой группах.

Не менее показательно распределение в ЭЦГ видов с определенными типами ареалов (рис. 2, *В*). Циркумполярные бореальные виды преобладают в болотной и темнохвойно-таежной свитах, причем в андромедовой и багульниковой ЭЦГ довольно значительно участие гипоарктических циркумполярных видов. Евро-азиатские виды наиболее многочисленны в травяно-болотных ЭЦГ, встречаясь во всех ЭЦГ, за исключением вахтовой и андромедовой. Евро-сибирские бореальные виды встречаются в основном в таволговой и страусниковой ЭЦГ. Для неморальной свиты ЭЦГ характерно преобладание неморальных видов с преимущественно европейскими ареалами.

Если же принимать во внимание не только число видов, но и их роль в растительном покрове, делая упор на лидеры и диагностические виды эколого-ценотических групп, то четко прослеживается господство: в андромедовой и багульниковой — гипоарктических циркумполярных вечнозеленых (реже летнезеленых) кустарничков; в вахтовой — бореальных циркумполярных зимнезеленых гигрофитных гемикриптофитов; в черничной — бореальных циркумполярных летнезеленых (в меньшей мере зимнезеленых) кустарничков; в кисличной — бореальных циркумполярных и евро-азиатских зимнезеленых (в меньшей мере летнезеленых) геофитов и геофитов-гемикриптофитов; в таволговой — бореальных евро-сибирских и евро-азиатских летнезеленых гемикриптофитов; в топяной — бореальных евро-азиатских и циркумполярных летнезеленых гемикриптофитов; в пролесниковой и страусниковой — неморальных европейских летнезеленых гемикриптофитов; в ясменниковой и зеленчуковой — неморальных европейских вечно- и зимнезеленых геофитов-гемикриптофитов и гемикриптофитов.

Таким образом, виды, входящие в состав ЭЦГ, характеризуются определенной (хотя и не абсолютной) общностью их экологии, характерными для каждой ЭЦГ наборами фитоценоритмотипов, жизненных форм, элементов флоры.

Интересно проследить, насколько ЭЦГ коренных лесов Центрально-Лесного заповедника совпадают с характерными видами классов, порядков, союзов растительности Центральной Европы (Ellenberg, 1979).

Классификация по ЭЦГ близка, но не вполне идентична сигматистской классификации по методу Браун-Бланке. Основа обоих методов классификации одна

Рис. 2. Распределение видов в эколого-ценотических группах Центрально-Лесного заповедника по фитоценоритмотипам (*А*), жизненным формам (*Б*) и типам ареалов (*В*).

А: *1* — летнезеленые, *2* — зимнезеленые, *3* — вечнозеленые, *4* — весеннезеленые эфемероиды. *Б*: *1* — геофиты, *2* — гемикриптофиты, *3* — кустарнички. *В*: *1* — циркумполярные бореальные, *2* — циркумполярные гипоарктические, *3* — евро-азиатские бореальные, *4* — евро-сибирские бореальные, *5* — европейские и евро-сибирские неморальные.

и та же — итогом обработки геоботанических описаний является характеризующая разделительная таблица. При одинаковых исходных данных содержание этой таблицы всегда однозначно. Различие между классификацией по методу Браун-Бланке и классификацией по ЭЦГ заключается в порядке расположения видов в вертикальном ряду таблицы. При сигматистских классификациях наибольшее значение придается видам, имеющим средние значения константности в поступившей в обработку совокупности геоботанических описаний. Высококонстантные и малоконстантные виды относятся к категории «безразличных» и не используются при выделении единиц геоботанической классификации. Безразличные виды нередко составляют 60—80 % видового списка. Виды в таблице нередко даются без подразделения по ярусам. Высокая константность в той или иной единице геоботанической классификации малообильного мха или эпифитного лишайника — не менее важный характерный признак, чем константность эдификатора древесного яруса.

При классификации по ЭЦГ ярусная структура растительности — первостепенный признак. Виды записываются в таблицу по ярусам и подъярусам. Проективному покрытию и степени доминирования видов придается не меньшее значение, чем только присутствию—отсутствию видов при выделении не только ассоциаций и их вариантов, но и высших единиц классификации. Как справедливо отмечал В. И. Василевич (1985), константность определенных градаций проективного покрытия или доминирования — не менее важный показатель, чем только константность данного вида. Это позволяет включать в ЭЦГ виды с широкой ценотической амплитудой по признаку их доминирования или повышенного проективного покрытия в определенных единицах классификации.

При классификации по ЭЦГ в качестве дополнительных классификационных критериев используются экология видов, характер ареалов, фитоценоритмотипы. Это позволяет включать в состав ЭЦГ малообильные и малоконстантные виды. При классификации по ЭЦГ нет безразличных видов. С моей точки зрения, трудно представить виды, с одинаковой частотой встречающиеся в любых растительных сообществах и безразличные к условиям среды. Эколого-ценотические группы по большей части включают в себя характерные виды таксонов сигматистской классификации, но дополняют эти группы видами, выделенными по показателям доминантности, проективного покрытия и по дополнительным классификационным критериям — экологии видов, характеру ареалов и т. д. Это дает основания для сравнения ЭЦГ и групп характерных видов сигматистских классификаций разных регионов.

ЭЦГ Andromeda в значительной мере совпадает с характерными видами верховых болот союза Sphagnion magellanicii порядка Sphagnetalia magellanicii класса Oxycocco-Sphagnetaea.

ЭЦГ Ledum включает характерные виды багульниковых сосняков порядка Vaccinio-Piceetalia союза Ledo-Pinion. Исключение составляет *Vaccinium uliginosum* — характерный для всего класса Vaccinio-Piceetea.

ЭЦГ Vaccinium состоит в основном из видов, характерных для еловых зеленомошных лесов порядка Vaccinio-Piceetalia — *Vaccinium vitis-idaea*, *Orthylia secunda*, *Goodyera repens*, *Corallorhiza trifida* — и видов ельников-черничников союза Vaccinio-Piceon — *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*. Интересно, что *Vaccinium myrtillus* по классификации Браун-Бланке — безразличный вид.

ЭЦГ Menyanthes включает виды мочажин переходных болот порядка Scheuchzeretalis класса Scheuchzerio-Caricetea (nigrae). Темнохвойно-таежные и болотные ЭЦГ в значительной мере совпадают с характерными видами сигматистских классификаций. Это, вероятно, объясняется тем, что болота и горные ельники (а также и горные широколиственные леса) являются чуть ли не единственными остатками естественной растительности Центральной Европы. К тому же их флористический состав, состоящий в основном из голарктических видов, близок к таковому Центрально-Лесного заповедника. В остальных ЭЦГ прослеживаются большие или меньшие расхождения с характерными видами сигматистских классификаций Центральной Европы.

В ЭЦГ Oxalis *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Thelypteris phegopteris* — безразличные виды. *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa* характерны для порядка Vaccinio-Piceetalia. *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris* характерны для широколиственных лесов порядка Querco-Fagetea. *Chamerion angustifolium*, *Fragaria vesca* — виды вырубок, опушек и кустарников порядка Epilobietalia одноименного класса. Разнородность кисличной ЭЦГ, вероятно, объясняется тем, что равнины Центральной Европы, в доисторическое время покрытые лесами, сильно преобразованы хозяйственной деятельностью. В лесопосадках, пустошах, зарослях кустарников — пестрое смешение лесных, луговых, сорных видов, среди которых трудно выделить доминанты и характерные виды. К тому же такая растительность возникла на месте не только широколиственных, но и хвойно-широколиственных лесов.

Столь же неоднородны ЭЦГ Filipendula и Uliginosa. В ЭЦГ Filipendula лидеры и близкие к ним по экологии виды — *Filipendula ulmaria* (*denudata*), *Geum rivale*, *Angelica sylvestris*, *Lysimachia vulgaris*, *Cirsium palustre*, *Trollius europaeus*, *Equisetum palustre*, *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa* — характерны для сырых мезотрофных лугов порядка Molinetalia. Более тенелюбивые *Chrysosplenium alternifolium*, *Polemonium coeruleum* характерны для черноольхово-широколиственных топей союза Alno-Ulmion порядка Fagetalia. Сырые луга Центральной Европы возникли, вероятно, на месте травяно-болотных лесов. Возможно, при этом таволговая ЭЦГ переформировалась, образовав растительность сырых сенокосов и пастбищ.

В ЭЦГ Uliginosa большинство видов характерны для низинных болот класса Phragmitetea как первично безлесных, так и возникших, вероятно, на месте заболоченных лесов. Вместе с тем *Solanum dulcamara*, *Thelypteris palustris*, *Calamagrostis purpurea* характерны для черноольховых топей союза Alno-Ulmion. Интересно, что *Urtica dioica*, *Ranunculus repens*, *Symphitum officinale* — характерные виды сорной и рудеральной растительности класса Artemisietea (nigrae) порядка Artemisietalia класса Arction (lappae).

Для неморальных ЭЦГ прослеживается их некоторое совпадение с характерными видами лесов Центральной Европы, но с одной необычной особенностью — это характерные виды теневых широколиственных лесов класса Querco-Fagetea, хотя, по моему мнению, эдификаторный ярус ели не дает оснований сближать неморальные ельники Восточно-Европейской равнины с буковыми лесами Центральной Европы.

ЭЦГ Asperula и Galeobdolon характерны для буковых лесов порядка Fagetalia. Более того, *Stellaria holostea* — характерный вид грабовых лесов союза Carpinion betulii. ЭЦГ Mercurialis и Struthiopteris характерны для заболоченных неморальных лесов союза Alno-Ulmion.

Из вышеизложенного следует, что ЭЦГ региональны, вероятно, в пределах геоботанических провинций и округов, а также то, что ЭЦГ должны выделяться раздельно для коренной и производной растительности.

В настоящее время существует труднообозримое множество подходов к классификации растительности (напр., Александрова, 1969). Какой метод классификации лучше? Одним из критериев может являться удобство использования классификации при геоботаническом картографировании.

В 1974—1975 и 1984—1985 гг. проводилось геоботаническое картографирование лесов Центрально-Лесного заповедника в М 1 : 25 000 и 1 : 10 000 (число контуров карты — порядка 2000, минимальный размер контура 0.1 и 0.25 га, точность проведения границ 10 и 20 м). При картографировании проводили сравнение классификации по доминантам, по методу Браун-Бланке и классификации по ЭЦГ. Выяснилось, что в лесах бореальной структуры четко действовала классификация по доминантам. Однако в неморальных и травяно-болотных лесах с неясно выраженными доминантами ее применение было затруднено, так как вело к излишнему дроблению контуров. Применение классификации по методу Браун-Бланке наталкивалось на следующие трудности.

1. Для сигматистских классификаций необходимы описания с исчерпывающе полными списками видов. Для 2000 выделов — это весьма трудоемкая работа, требующая очень высокой квалификации исполнителей.

2. Выделить единицы классификации по константности можно только после того, как все описания будут выполнены и обработаны. В поле определить константность в точке описания в принципе невозможно.

3. Классификация Браун-Бланке предполагает отбраковку «нетипичных» описаний. При картографировании должен быть охарактеризован каждый выдел. Отбраковка описаний ведет к появлению на карте «белых пятен».

При классификации по ЭЦГ виды в геоботанических описаниях располагались по эколого-ценотическим группам: на первом месте — лидер, за ним — другие виды по мере убывания их проективного покрытия. Проективные покрытия видов каждой ЭЦГ суммировались.

Подсчитывалось соотношение между ЭЦГ. По их набору и соотношению в точке описания устанавливались единицы геоботанической классификации. После того как у исполнителей геоботанической съемки вырабатывался навык выделения ЭЦГ, появлялась возможность делать сокращенные описания растительности: краткая характеристика местообитания, таксационная формула древостоя, проективное покрытие ЭЦГ и их лидеров-доминантов. При классификации по ЭЦГ снимались трудности картографирования растительных сообществ с нечетко выраженными доминантами. В лесах с ясно выраженными доминантами классификация по ЭЦГ практически совпадала с классификацией по доминантам.

В заключение можно отметить, что, с точки зрения классификации по доминантам (в ее понимании В. Н. Сукачевым и Е. М. Лавренко), эколого-ценотическая группа — это доминант (группа содоминантов или сменно-доминантный комплекс) со свитой видов, близкой к нему по экологии и типам ареалов, причем ЭЦГ может выступать как коллективный доминант или детерминант определенных единиц геоботанической классификации.

С точки зрения классификации Браун-Бланке, ЭЦГ — это региональные группы характерных видов, выделяемые в пределах ярусов не только по константности, но и по степени доминирования видов с учетом их экологии, жизненных форм, типов ареалов, фитоценоритмотипов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 273 с. — *Василевич В. И.* О методах классификации растительности // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 12. С. 1589—1604. — *Дыренков С. А.*, *Федорчук В. Н.*, *Мельницкая Г. Б.*, *Зотиков Р. Г.* Определитель и схема типов леса Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛенНИИЛХ. 1975. 50 с. — *Лукичёва А. Н.*, *Сабуров Д. Н.* Методы обработки геоботанических описаний для выделения растительных ассоциаций // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 52—79. — *Миняев Н. А.*, *Конечная Г. Ю.* Флора Центрально-Лесного заповедника. Л.: Наука, 1976. 103 с. — *Раменский Л. Г.* Об экологическом изучении и систематизации группировок растительности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 56, вып. 1. С. 74—82. — *Раменский Л. Г.*, *Цаценкин И. А.*, *Чижиков О. Н.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с. — *Сабуров Д. Н.* Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с. — *Сабуров Д. Н.* Опыт классификации луговой растительности Центральной России по экологическим группам видов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 1. С. 42—48. — *Структура* и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. 317 с. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1984. 263 с. — *Федорчук В. Н.* Совместное использование методов Браун-Бланке и Раменского для выделения экологически однородных групп лесных сообществ // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 6. С. 859—868. — *Ellenberg H.* Zeigeverte des Geïßpflanzen Mitteleuropas // Cripta Geobotanica. Göttingen: Golze, 1979. 122 S.

Ленинградский педагогический институт.

Получено 24 IV 1987.

УДК 581.9(571.65) Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

В. Б. Докучаева, С. С. Романовский, А. Н. Беркутенко

К ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПОВЕДНИКА «МАГАДАНСКИЙ» (МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ, БАССЕЙН РЕКИ ЧЕЛОМДЖА)

V. B. DOKUCZAEYEVA, S. S. ROMANOVSKY, A. N. BERKUTENKO. ON THE FLORA AND VEGETATION OF THE «MAGADANSKY» RESERVATION (THE MAGADAN REGION, THE CHELOMDZHA RIVER BASIN)

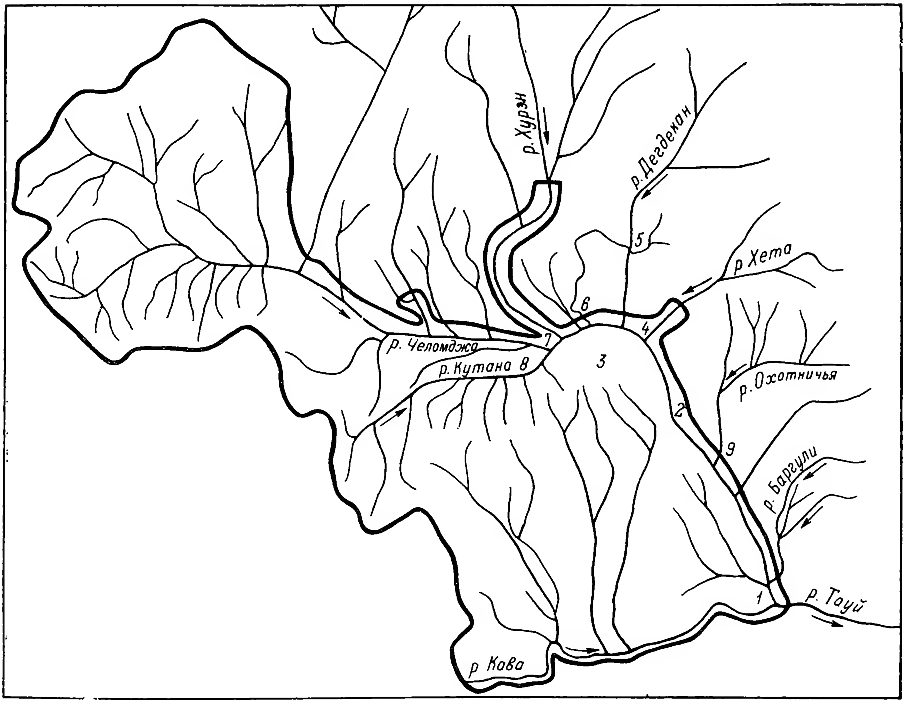
Дан краткий очерк растительности и приведен список сосудистых растений (283 вида), собранных в Кава-Челомджинском лесничестве заповедника «Магаданский».

Заповедник «Магаданский» — второй после заповедника «Остров Врангеля» из созданных на обширной территории Магаданской обл., состоит из четырех участков, расположенных в основном вблизи северного берега Охотского моря, площадь его 8836 км^2. В отличие от арктического заповедника «Остров Врангеля» он не имеет опубликованного флористического списка. Ботаническая характеристика отдельных участков заповедника «Магаданский» содержится в работах В. А. Голуба (1938), Г. Ф. Старикова (1958), А. Т. Реутт (1970), И. И. Котлярова (1971, 1972, 1973), Ю. П. Кожевникова, А. П. Хохрякова (1976). Из опубликованных позднее можно назвать работы А. В. Шаткаускаса, Н. Г. Волобуевой (1983), А. Н. Беркутенко, С. С. Романовского (1986), А. П. Хохрякова (1987), Л. С. Благодатских (1987).

Мы даем список сосудистых растений долины среднего и нижнего течения р. Челомджа, составленный на основании наших сборов 1982, 1986, 1987 гг., а также гербарных образцов, собранных Г. Н. и А. О. Егоровыми в 1985 г. Обследованный район входит в состав самого крупного из четырех участков заповедника «Магаданский» — Кава-Челомджинского лесничества, расположенного на юго-западе области в междуречье Кава и Челомджа на границе с Хабаровским краем (см. рисунок). Местность эта представляет собой интенсивно расчлененное низкогорье с высотными отметками от 600 до 1200 м. Климат здесь в целом континентальный, но на его формирование оказывает смягчающее влияние близость Охотского моря. Согласно флористическому районированию Северо-Восточной Азии (Юрцев, 1974), данная территория относится к Северо-Охотской провинции Бореальной флористической области, к Приохотской субконтинентальной подпровинции. А. П. Хохряков (1976) при флористическом районировании южной части Магаданской обл. относит эту территорию к Охотско-Колымскому водораздельному району, переходному между морским — Прибрежно-Охотским и наиболее континентальным — Колымским.

Основные площади заповедной территории заняты лесами из *Larix cajanderi*, зарослями *Pinus pumila* и *Alnus fruticosa*, относительно богатыми по флористическому составу лесами из обычных для Северо-Востока *Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens* и смешанными лиственничниками с *Betula plathyphylla*.

Наиболее разнообразна и богата по видовому составу долинная растительность. Долина р. Челомджи довольно широкая (5—10 км) с хорошо развитой аллювиальной поймой, со множеством островов. На аллювиальных песчано-галечных отложениях систематически затопляемой низкой поймы развивается разреженная травянистая растительность в основном из различных злаков (*Poa pratensis*, *P. palustris*, *Trisetum molle*, *Elymus confusus*), осок (*Carex eleusinoides*, *C. schmidtii*, *C. rhynchophysa*) и разнотравья (*Cardaminopsis lyrata*, *Rorippa barbareifolia*, *Erysimum hieracifolium*, *Artemisia leucophylla*, *Achillea alpina*, *Tanacetum boreale*, *Polygonum tripterocarpum*, *P. scabrum*, *Astragalus alpinus*).



Пункты сбора растений.

1 — устье р. Челомджа, 2 — метеостанция, 3 — водораздел рек Кава и Челомджа, 4 — устье р. Хета, 5 — р. Дегдекан, 6 — стационар ИБПС, 7 — р. Хурэн, 8 — р. Кугана, 9 — р. Охотничья. Толстой линией показана граница заповедника «Магаданский».

По более влажным пониженным местам растут *Alopecurus aequalis*, *Juncus castaneus*, *Carex sordida*, здесь же встречаются немногочисленные мхи — это *Dicranella subulata*, *Philonotis fontana* (Благодатских, 1987). На песчано-глинистых и иловато-глинистых наносах произрастают ивы: *Salix schwerinii*, *S. rorida*, *S. udensis*, *S. boganidensis* с травяным покровом из *Elymus confusus*, *E. macrourus*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Poa arctica*, *Trisetum molle*, *Lathyrus pilosus*, *Pulsatilla dahurica*. На галечных наносах поселяется чозения.

Для среднего уровня поймы также характерны травяно-ивняковые сообщества, широко распространены ивняково-чозениевые, чозениевые, разреженные тополево-чозениевые фитоценозы с кустарниковым ярусом из *Salix schwerinii*, *Alnus hirsuta* и др.

Высокую хорошо дренированную песчано-галечную пойму занимают высокоствольные (до 30 м) с большой сомкнутостью крон (0.7—0.8) тополево-чозениевые леса. Густой подлесок двухъярусный. Первый ярус сложен высокими кустами *Padus asiatica* и *Alnus hirsuta*, во втором ярусе господствует *Sorbaria sorbifolia*, много *Rosa acicularis*, *R. amblyotis*, *Ribes triste*, большие заросли образует *Ribes dikuscha*. Травяной покров густой, с элементами высокотравья (высота 1.0—1.5 м): *Thalictrum contortum*, *T. sparsiflorum*, *T. kemense*, имеющие обилие cop$^{1-3}$, *Filipendula palmata*, *Cacalia hastata* (sol—sp, sp), много *Equisetum pratense*, *Calamagrostis langsdorffii* (sp—cop^{1}). Тенистые влажные условия благоприятны для произрастания теневых гигрофитов, таких как *Impatiens noli-tangere*, *Circaea alpina*. Мохово-лишайниковый покров развит слабо из-за большого слоя опада листвы.

Чистые чозенники травяные образуют на высокой пойме небольшие участки, травяно-кустарничковый покров — тоже с элементами высокотравья (покрытие

70—80 %), здесь преобладают *Anthriscus aemula*, *Impatiens noli-tangere*, *Digraphis arundinacea*, *Poa pratensis*.

Вдоль ручьев на высокой пойме встречаются густые заросли ольхи жестковолосистой, они редкотравные с развитым моховым покровом из *Calliergon stramineum*, а по берегам ручьев и проток произрастают ольхово-ивняковые заросли из *Alnaster fruticosa* и различных ив — *Salix schwerinii*, *S. boganidensis*. Небольшие площади заняты злаково-осоковыми лугами с участием *Salix saxatilis*, *Spiraea stevenii* и немногими другими видами кустарников. Из трав преобладающими видами являются *Carex appendiculata*, *Castillea rubra*, *Calamagrostis lapponica*, *Galium boreale*.

Растительность стариц, различных водоемов озерного типа представлена такими видами, как *Potamogeton alpinus*, *Hippuris vulgaris*. По берегам зарастающих водоемов произрастают *Sparganium angustifolium*, *Menyanthes trifoliata*. На старопойменных участках большие площади занимают смешанные леса из лиственницы и березы плосколистной. Они отличаются высоким древостоем (высота лиственниц 25—30 м, сомкнутость крон до 0.6—0.7). Кустарниковый ярус складывается главным образом шиповниками тупоушковым и иглистым, рябинником, жимолостью, смородиной печальной, довольно обычен княжик охотский (*Atragene ochotensis*). Местами на участках, приближенных к реке, в кустарниковом пологе принимают участие черемуха и рябина. Травяно-кустарничковый покров 3—4-ярусный, сложен многими видами, часто доминируют *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, значительное участие принимают *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum pratense*, а также *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*. Обычны такие виды, как *Veratrum oxysepalum*, *Geranium erianthum*. Мохово-лишайниковый покров неравномерный, встречаются пятна с *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Polytrichum commune*, изредка среди них попадаются пятна *Sphagnum girgensohnii*. Много эпифитных и эпиксильных видов мхов и лишайников. В разнотравно-хвощево-вейниковых березово-лиственничных лесах мохово-лишайниковый покров почти не развит. На участках, расположенных ближе к реке, по берегам проток и ручьев в составе этих лесов принимает участие тополь. Полог кустарников имеет большую сомкнутость (0.7), также как в тополево-чозениевых лесах здесь встречаются отдельные высокие кусты черемухи и рябины (высота 2—3 м, обилие sol—sp), нижний ярус слагается в основном рябинником рябинолистным с участием шиповника тупоушкового, смородины печальной, жимолости, иногда свидины белой (*Swida alba*). В травяно-кустарничковом покрове, имеющем сложную вертикальную структуру, доминирует вейник Лангсдорфа (cop^2, покр. 40—50 %), довольно много хвоща лугового (sp—cop^1, покр. 5—7 %), богат и разнообразен видовой состав разнотравья — это *Thalictrum sparsiflorum*, *Cacalia auriculata*, *Aruncus kamtschaticus*, *Urtica angustifolia*, *Impatiens noli-tangere*, *Geranium erianthum*. Мохово-лишайниковый покров развит слабо. Как и в тополево-чозениевых лесах, мхи и лишайники располагаются в основном на коре деревьев, на пнях и валежнике (эпифиты и эпиксилы).

Небольшими участками по берегам речек распространены чистые березняки из березы плосколистной кустарниковые хвощево-разнотравные. В кустарниковом ярусе преобладает шиповник тупоушковый, в травостое присутствуют лесные и лугово-лесные виды: *Equisetum arvense*, *Moehringia lateriflora*, *Fritillaria camschatcensis*, *Valeriana capitata*, *Carex sordida*.

Для повышенных старопойменных участков характерны лиственничники кедровниковые брусничные лишайниково-моховые. Полог кустарников кроме кедрового стланника представлен березой Миддендорфа, жимолостью и шиповником иглистым. Сомкнутость кустарникового яруса 0.6. Древостой имеет сомкнутость 0.5—0.6, сложен лиственницей и отдельными деревьями березы плосколистной. В травяно-кустарничковом покрове доминирует брусника (обилие cop^3), обилие sp имеет вейник Лангсдорфа, хвощ луговой, багульник болотный, встречается линнея северная. В напочвенном покрове господствуют мхи (покр. до 70 %) — это *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Ptilidium ciliare*, *Drepanocladus exannulatus* и мн. др.

В понижениях на старой пойме развиты участки сфагновых лиственничников. Встречаются небольшие кочкарно-осоковые моховые болотца. По краям их растут ивы (*Salix udensis*, *S. saxatilis*), береза Миддендорфа, ольховник кустарниковый, спирея иволистная, а также голубика, багульник болотный, осоки (*Carex appendiculata*, *C. rhynchophysa*, *C. globularis*, *C. canescens*, *C. pallida*), сабельник болотный, калужница и некоторые другие. Моховой покров из сфагновых мхов местами почти сплошной. Некоторые влажные моховые низинки заросли́ *Chrysosplenium alternifolium*, *Cardamine pratensis*, *Galium trifidum*. Из мхов много видов родов *Calliergon*, *Drepanocladus*, *Mnium*. Иногда встречаются влажные заросшие ложбины с *Carex vesicata*, *Glyceria lithuanica*. Поверхность старой поймы пересечена множеством ручейков. По берегам их растут ивы (*Salix udensis*, *S. saxatilis*), *Spiraea salicifolia*, *Comarum palustre*, *Calamagrostis landsdorffii*, *Equisetum arvense*, *Caltha arctica*, встречаются *Epilobium palustre*, *Ranunculus borealis*, *R. lapponicus*.

Терраса в районе исследования начинается хорошо выраженным уступом (высота 4—5 м, крутизна склона 30—35°), занята главным образом лиственничниками. По бровке надпойменной террасы распространены лиственничники ерниковые багульниково-голубичные мохово-лишайниковые. Помимо господствующей в кустарниковом ярусе березки Миддендорфа присутствуют *Pinus pumila*, *Salix bebbiana*, *Spiraea stevenii*. Травяно-кустарничковый покров с господством кустарничков — брусники, голубики, багульника болотного, луазелерии, водяники. Преобладающими видами трав являются *Carex vanheurckii*, *Festuca ovina*, *Chamerion angustifolium*, *Tilingia ajanensis*. В напочвенном покрове доминируют лишайники, мхов мало.

На повышенных сухих участках террасы встречаются участки разреженных лиственничников ерниковых водяниково-луазелериево-лишайниковых и водяниково-лишайниковых. Многие лиственничники террасные являются вторичными, восстановившимися после пожаров. Местами распространены загущенные лиственничники молодые, кустарниковый и напочвенный ярусы в них не развиты.

Наиболее распространены и характерны для террас лиственничные редколесья и редины заболоченные, например лиственничник разреженный ерниковый пушицево-сфагновый. В травяно-кустарничковом покрове преобладает пушица влагалищная, из кустарничков — багульник стелющийся, подбел, на сфагновых подушках довольно много клюквы и морошки.

Изредка в понижениях на террасе встречаются небольшие участки осоковых кочкарников из *Carex schmidtii* с участием *C. rhynchophysa*, *C. rotundata*, *Eriophorum scheuchzeri*, *E. polystachion*, отдельными группами произрастает ирис шершавый. Из кустарников здесь встречается *Salix saxatilis*, *S. myrtilloides*, *S. krylovii*, *S. fuscescens*, *Spiraea stevenii*, *Vaccinium uliginosum*. Моховой покров в основном из *Polytrichum commune*, сфагновые мхи встречаются небольшими пятнами.

Вдоль ручьев на террасе произрастают ивняково-ерниковые сообщества разнотравно-злаково-осоковые. Помимо березы Миддендорфа и ив (*Salix udensis*, *S. saxatilis*, *S. pseudopentandra*, *S. krylovii*) здесь много *Spiraea salicifolia*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Vaccinium uliginosum*. В травяном покрове преобладают *Carex gynocrates*, *C. rotundata*, *C. falcata*, *Baeothryon cespitosum*, *Eriophorum vaginatum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Iris setosa*, *Galium boreale*.

По ложбинам на террасе имеются ограниченные по площади сообщества осины (*Populus tremula*), часто с лиственницей. Подлесок состоит из шиповника иглистого, смородины печальной, березки Миддендорфа, жимолости, иногда присутствует княжик охотский. Травяно-кустарничковый покров достигает покрытия 50—60 %, преобладают злаки и разнотравье: *Hierochloë alpina*, *Trisetum molle*, *Geranium erianthum*, *Aconitum productum*, *Galium verum*, *G. boreale*, *Chamerion angustifolium*, *Tilingia ajanensis*. В напочвенном покрове доминируют *Hylocomium splendens*, *Drepanocladus uncinatus*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. alpestre*.

Горные склоны покрыты в основном лиственничниками, широко распространены кедровниковые лиственничники. Древостой имеет сомкнутость 0.1—0.3. Кустарниковый ярус сложен в основном кедровым стланником (покр. 30—40 %) с участием березы Миддендорфа, иногда спиреи Стевена, рододендрона золотистого. В травяно-кустарничковом покрове господствуют кустарнички: водяника, багульник болотный, голубика, брусника, наряду с ними — *Carex globularis* (обилие cop^3, покр. 50 %). Незначительно участие *Polygonum tripterocarpum*, *Pedicularis labradorica*. Мохово-лишайниковый покров почти сплошной, участки моховые с господством сфагновых мхов и меньшим участием *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi* сменяются лишайниковыми, на которых преобладают виды рода *Cladina*.

По ложбинам на склонах в более влажных условиях произрастают разреженные лиственничники с участием кедрового стланика и ольховника кустарникового. Под их пологом растут рододендрон золотистый, багульник болотный, брусника и некоторые другие.

В верхних частях склонов развиваются разреженные лиственничники кедровниковые кустарничково-лишайниковые, образующие верхнюю границу леса на высоте 600—800 м над ур. м. Из кустарничков здесь встречаются в основном *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Phyllodoce coerulea*, из лишайников — *Cladina alpestris*, *C. rangiferina*.

Выше полосы лиственничных редколесий и редин распространены заросли кедрового стланика (сомк. 0.3—0.4) кустарничково-лишайниковые. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Cassiope ericoides*, *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*. Лишайники представлены следующими видами: *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *Alectoria ochroleuca*. Высокосомкнутые кедровниковые сообщества распространены на крутых (30—40°) каменистых склонах. Неширокими полосами в ложбинах крутых горных склонов встречаются заросли ольховника кустарникового травяно-моховые.

На вершинах распространены горно-тундровые группировки лишайниковые, кустарничково-лишайниковые, кустарничково-мохово-лишайниковые, каменистые кустарничковые. Видовой состав их беден, здесь встречаются еще такие типичные представители флоры Прибрежно-Охотского района, как *Dicentra peregrina*, *Rhododendron camtschaticum*, которые в горах бассейна верхней Колымы уже не встречаются.

Широко распространенные в Прибрежно-Охотском районе каменноберезняки из *Betula lanata* здесь встречаются изредка небольшими рощицами по распадкам на крутых приречных южных склонах. Подлесок в них сложен ольховником камчатским (*Alnus kamtschatica*), в травяно-кустарничковом покрове разрастаются *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Claytonia sarmentosa*, *Dryopteris austriaca*, *Lycopodium annotinum*.

Также небольшими рощицами и группами по крутым каменистым лучше обогреваемым склонам к реке произрастает осина (*Populus tremula*) с шиповником иглистым в кустарниковом ярусе, с разреженным травяно-кустарничковым покровом, в котором часто принимают участие ксерофильные виды: *Allium strictum*, *Artemisia lagopus*, *Polygonum laxmanii* и др.

Из интересных флористических находок следует отметить *Swida alba*, *Stellaria bungeana*, *Circaea alpina*, *Corispermum ochotense*.

Ниже приводится список собранных видов, гербарий хранится в Институте биологических проблем Севера ДВО АН СССР. Цифрами в списке обозначены пункты сбора растений, показанные на рисунке.

Woodsia glabella R. Br. 3, 5
W. ilvensis (L.) R. Br. 3
Dryopteris austriaca (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell. s. l. 1, 3, 7
D. fragrans (L.) Schott. 2, 3, 5
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm. 2, 3
G. robertianum (Hoffm.) Newm. 8
Diplazium sibiricum (Turcz.) Kurata 1
Equisetum arvense L. 1, 4, 6, 7
E. boreale Bong. 1, 2
E. fluviatile L. 5, 6
E. pratense L. 1, 6
E. sylvaticum L. 1, 6, 7
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr 4, 5
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl. 6
Lycopodium annotinum L. 3, 4
L. clavatum L. 3
L. pungens (Desv.) La Pyl. ex Iljin 3
L. juniperoideum Sw. 1
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub. 3
D. complanatum (L.) Holub. 4, 5, 6
Selaginella rupestris (L.) Spring. 1, 3
Pinus pumila (Pall.) Regel 1—9
Larix cajanderi Mayr 1—9
Sparganium angustifolium Michx. 6
S. hyperboreum Laest. 6
Potamogeton alpinus Balb. 6
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert 4
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. 1, 6
H. odorata (L.) Beauv. 1, 6
Phleum pratense L. 1
Alopecurus aequalis Sobol. 4, 6
Agrostis anadyrensis Socz. 4, 6
A. clavata Trin. 6
A. kudoi Honda 6
A. trinii Turcz. 1, 6
Calamagrostis langsdorffii (Link.) Trin. 1—9
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. 4, 6
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. 4, 6
Trisetum spicatum (L.) Richt. 5, 6
Glyceria lithuanica (Gorski) Gorski 6
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal 1, 4, 6
A. latifolia (R. Br.) Griseb. 1, 4, 6
Poa arctica R. Br. 1, 6
P. ochotensis Trin. 2
P. palustris L. 1, 6
P. platyantha Kom. 1, 6
P. pratensis L. 1, 6
Festuca ovina L. 2
Elymus confusus (Roshev.) Tzvel. 4
E. macrourus (Turcz.) Tzvel. 6
Hordeum jubatum L. 1, 4
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. 1, 6, 7
E. humile Turcz. ex Steud. 1, 6
E. polystachyon L. 1, 6, 7
E. russeolum Fries 1, 6
E. scheuchzeri Hoppe 1, 6
E. vaginatum L. 1, 4, 5, 6
Baeothryon cespitosum L. 1, 6
Carex appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük. 6
C. cinerea Poll. 6
C. drymophila Turcz. ex Steud. 6
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth 2—5
C. globularis L. 4—6
C. gynocrates Wormsk. 6
C. holostoma Drej. 4
C. lapponica O. Lang 6
C. lugens H. T. Tolm 3—9
C. middendorffii Fr. Schmidt 6
C. pallida C. A. Mey. 1, 6
C. quasivaginata C. B. Clarke 6
C. rariflora (Wahlenb.) Smith 4
C. rhynchophysa C. A. Mey. 1, 6
C. rotundata Wahlenb. 1, 5, 6
C. rupestris All. 5
C. schmidtii Meinsh. 1
C. sordida Heurck et Muell. Arg. 6
C. vanheurckii Muell. Arg. 6
C. vesicata Meinsh. 1, 6
Juncus brachyspathus Maxim. 6
J. castaneus Smith. 6
Luzula multiflora (Retz.) Lej. 6
L. pallescens Sm. 6
L. parviflora (Ehrh.) Desv. 6
L. rufescens Fisch. ex E. Mey. 6
Veratrum oxysepalum Turcz. 1, 4, 6, 7, 8
Allium schoenoprasum L. 1, 4
A. strictum Schrad. 1, 2
Fritillaria camschatcensis (L.) Ker-Gawl. 1, 6
Smilacina trifolia (L.) Desf. 1, 4, 6
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt 1, 4, 6, 7
Iris setosa Pall. ex Link. 1, 4, 6, 7
Populus suaveolens Fisch. 1—9
P. tremula L. 2, 6
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. 1—9
Salix arctica Pall. 5
S. bebbiana Sarg. 1, 4, 6, 7
S. boganidensis Trautv. 4, 6

S. caprea L. 1
S. fuscescens Anderss. 4, 6
S. hastata L. 1, 4, 6
S. krylovii E. Wolf 4, 6
S. myrtilloides L. 4, 6
S. pseudopentandra (B. Floder.) B. Floder. 4, 6
S. rorida Laksch. 4, 6
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. 3
S. schwerinii E. Wolf 1, 4, 6, 7
S. udensis Trautv. et Mey. 6
Betula exilis Sukacz. 1—9
B. extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil. 4, 6
B. lanata (Regel.) V. Vassil. 1, 2, 3, 8
B. middendorffii Trautv. et Mey. 1—9
B. platyphylla Sukacz. 1—9
Alnus hirsuta (Spach) Turcz. ex Rupr. 6, 9
A. fruticosa Rupr. 1—9
A. kamtschatica (Regel.) Kom. 3
Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem. 1, 4, 6, 7
Koenigia islandica L. 6
Oxyria digyna (L.) Hill. 6
Polygonum aviculare L. 1, 4, 6
P. riparium Georgi 4, 6
P. scabrum Moench. 4, 6
P. tripterocarpum A. Gray 1, 4, 6, 7
P. viviparum L. 6, 7
Rumex aquaticus L. 1, 4, 6
Atriplex patens (Litv.) Iljin 1, 4
Chenopodium album L. 1, 4
Ch. viride L. 1, 6
Corispermum ochotense Ignatov 4
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult. 5
C. sarmentosa C. A. Mey. 1, 3
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl 4, 6
Silene vulgaris (Moench) Garcke 1
Stellaria bungeana Fenzl 1
S. ciliatosepala Trautv. 6
S. diffusa Willd. ex Schlecht. 4
S. fischerana Sér. 4, 6
S. graminea L. 6
S. radians L. 4, 6
Caltha arctica R. Br. 1, 4, 6, 7
C. membranacea Schipcz. 4
Aquilegia parviflora Ledeb. 7
Aconitum ajanense Steinb. 1, 4, 6, 7
A. productum Reichenb. 1, 4, 6, 7
A. ochotense Reichenb. 4
Anemone dichotoma L. 6
Atragene ochotensis Pall. 6—9
Pulsatilla dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng. 4
Trautvetteria japonica Siebold. et Zucc. 1
Ranunculus affinis R. Br. 4, 6
R. borealis Trautv. 4, 6
R. gmelinii DC. 1, 4, 6
R. lapponicus L. 4, 6
R. monophyllus Ovcz. 1, 4, 6
R. pallasii Schlecht. 6
R. repens L. 1
R. reptans L. 1
Thalictrum contortum L. 1, 4, 6, 7
T. kemense (Fries) Koch 1, 4, 6, 7
T. sparsiflorum Turcz. ex Fisch. et Mey. 1, 4, 6, 7
Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino 5
Barbarea orthoceras Ledeb. 1, 2
Rorippa barbareifolia (DC.) Kitag. 1
R. palustris (L.) Bess. 1—6
Cardamine pratensis L. 4, 6
C. trifida (Poir.) B. M. G. Jones 6
Cardaminopsis petraea (L.) Hiit. 6
C. lyrata (L.) Hiit. 1, 4
Erysimum hieracifolium L. 1
Raphanus raphanistrum L. 1
Brassica campestris L. 1
Draba cana Rydb. 6
Drosera rotundifolia L. 4, 6
Rhodiola rosea L. 5
R. stephanii (Cham.) Trautv. et Mey. 7
Sedum cyaneum J. Rudolph. 2, 5
S. middendorfianum Maxim. 6
Chrysosplenium alternifolium L. 6
Saxifraga cernua L. 3
S. funstonii (Small) Fedde 1, 2
S. multiflora Ledeb. 5
S. nelsoniana D. Don 1, 4, 6
S. punctata L. 1, 4, 6
S. sieversiana Sternb. 3
Parnassia palustris L. 1, 6
Ribes dikuscha Fisch. ex Turcz. 1, 4, 6, 7
R. triste Pall. 1, 4, 6
Spiraea betulifolia Pall. 3
S. salicifolia L. 1, 4, 6, 7
S. stevenii (Schneid.) Rydb. 1, 4, 6, 7
Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb. 1, 4, 6, 7
Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br. 1, 4, 5, 7
Sorbus sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem. 1—7
Rubus arcticus L. 1—8
R. chamaemorus L. 1—9
R. sachalinensis Lévl. 1—8
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz 1—7

Comarum palustre L. 1, 3, 6
Sieversia pusilla (Gaertn.) Hult. 3
Rosa acicularis Lindl. 1, 4, 6, 7
R. amblyotis C. A. Mey. 1, 4, 6, 7
Padus asiatica Kom. 1—7
Filipendula palmata (Pall.) Maxim. 1, 4, 6, 7
Trifolium repens L. 1
Astragalus alpinus L. 3, 4, 6
A. frigidus (L.) A. Gray 4, 6
A. schelichowii Turcz. 4, 6
Lathyrus pilosus Cham. 1, 4, 6
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. 1
Geranium erianthum DC. 1, 4, 6, 7, 8
Empetrum nigrum L. s. l. 1—9
Impatiens noli-tangere L. 4
Viola epipsiloides A. et D. Löve 4, 6
V. selkirkii Pursh ex Goldie 4, 6
Epilobium palustre L. 1, 4, 6
Chamerion angustifolium (L.) Holub 3, 6
Ch. latifolium (L.) Holub 4, 6
Circaea alpina L. 5, 6
Hippuris vulgaris L. 6
Anthriscus aemula (Woronow) Schischk. 1, 6
Tilingia ajanensis Regel et Til. 3, 6
Swida alba (L.) Opiz 3, 6
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn. 1, 3
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. 6
Pyrola rotundifolia L. 4, 6
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. 1, 4, 6
L. palustre L. 1, 4, 6, 7
Rhododendron aureum Georgi 2, 3, 5
R. camtschaticum Pall. 3, 5
Loiseleuria procumbens (L.) Desv. 1, 4, 6
Phyllodoce coerulea (L.) Bab. 1, 2, 5
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don 5
Andromeda polifolia L. 1, 4, 6
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench 1
Arctous alpina (L.) Niedensu 1, 2, 5
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. 1, 4, 6
Vaccinium uliginosum L. 1, 4, 6, 7, 8
V. vitis-idaea L. 1—9
V. vulcanorum Kom. 5
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai 5
Primula cuneifolia Ledeb. 1, 3, 7
Trientalis europaea L. 1, 3, 4, 6
Gentiana glauca Pall. 3
Menyanthes trifoliata L. 4, 6
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem et Schult. 1, 4, 6, 7
P. villosum J. Rudolph ex Georgi 3
Myosotis asiatica (Vestergeren) Schischk. 4, 6
Galeopsis bifida Boenn. 6
Castilleja rubra (Drob.) Rebr. 6
Pedicularis labradorica Wirsing 1, 4, 6
P. lapponica L. 1—9
P. sceptrum-carolinum L. 4, 6
Euphrasia frigida Pugsl. 6
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. 4
Pinguicula variegata Turcz. 5
Plantago depressa Schlecht. 1
P. major L. 1
Galium boreale L. 1, 4, 6
G. trifidum L. 4, 6
Linnaea borealis L. 4, 6
Lonicera edulis Turcz. ex Freyn 1, 4, 6, 7
Adoxa moschatellina L. 1, 4, 6
Valeriana capitata Pall. ex Link 1, 4, 6, 7
Astrocodon kruhseanus (Fisch. ex Regel et Til.) Fed. 1
Erigeron tilingii Worosch. 4, 6
Antennaria dioica (L.) Gaertn. 1, 4, 6
Achillea millefolium L. 1
A. alpina L. 1, 4, 6
Matricaria perforatum Merat. 1, 4
Chamomilla suaveolens (Pursh) Rydb. 1
Tanacetum boreale Fisch. ex DC. 1, 4, 6, 7
Artemisia arctica Less. 4, 5, 6
A. borealis Pall. 4, 6
A. lagopus Fisch. ex Bess. 6
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke 6
A. tilesii Ledeb. 1—9
Cacalia auriculata DC. 6, 7
C. hastata L. 1, 4, 6, 7
Cirsium setosum (Willd.) Bess. 1
Scorzonera radiata Fisch. ex Ledeb. 4, 5, 6
Lactuca sibirica (L.) Maxim. 6
L. tatarica (L.) C. A. Mey. 1
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. 1, 4, 6
Crepis nana Richards 1

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беркутенко А. Н., Романовский С. С. Редкие растения заповедника «Магаданский» (Ямский участок) // Современное состояние и перспективы научных исследований в заповедниках Сибири. Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1986. С. 68—70. — *Благодатских Л. С.* Эколого-ценотическая характеристика мхов в среднем течении р. Челомджа // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 66—72. — *Голуб В. А.* Материалы к флоре Охотско-Колымского края // Вестн. ДВ филиала АН СССР. Владивосток: Дальгиз, 1938. С. 119—130. — *Кожевников Ю. П., Хохряков А. П.* К флоре полуострова Кони // Флора и растительность Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 53—63. — *Котляров И. И.* Краткая характеристика лиственничников юга Магаданской области // Биологические проблемы Севера. Тр. СК ВНИИ ДВНЦ АН СССР. Магадан: Изд-во ДВНЦ, 1971. Вып. 42. С. 188—197. — *Котляров И. И.* Основные типы долинных лиственничников юга Магаданской области // Лесоводственные исследования на севере Дальнего Востока. Тр. ДВНИИ лесного хозяйства. Магадан, 1972. Вып. 14. С. 22—46. — *Котляров И. И.* Заросли кедрового стланика на Охотском побережье // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Материалы V Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Магадан: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 208—214. — *Реутт А. Т.* Растительность // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 257—299. — *Стариков Г. Ф.* Леса Магаданской области. Магадан: Магадан. кн. изд-во, 1958. 222 с. — *Хохряков А. П.* Материалы к флоре южной части Магаданской области // Флора и растительность Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 3—36. — *Хохряков А. П.* Флористические особенности долины реки Кава (северная Охотия) // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 38—43. — *Шаткаускас А. В., Волобуева Н. Г.* Фитоценотические и почвенные особенности сообществ ели сибирской на Северо-Восточном пределе ее ареала // Биологические проблемы Севера. Тез. X Всесоюз. симпоз. Магадан: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1983. Ч. 1. С. 171—172. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Институт биологических проблем
Севера ДВО АН СССР,
Магадан.

Получено 29 VI 1987.

УДК 582.475.2 : 581.524.44

Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

М. А. Абражко

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ РОСТА ПОДРОСТА ЕЛИ В СУБКЛИМАКСОВЫХ СООБЩЕСТВАХ

M. A. ABRAZHKO. ON SPRUCE UNDERBRUSH GROWTH FEATURES IN SUBCLIMAX COMMUNITIES

Оценивается влияние древостоев и растений нижних ярусов на рост и жизненное состояние подроста ели в сообществах еловых лесов двух типов: сфагново-черничного и кисличного. Выводы строятся на основе сравнительного анализа биометрических характеристик елочек, растущих в естественных условиях и в варианте с устранением корневой конкуренции взрослых деревьев.

Известно, что взрослая часть популяции ели в коренных сообществах обеспечивает регулярное поступление достаточного количества семян, способных поддержать высокий уровень численности популяционного резерва — подроста. Однако эта новая часть ценопопуляций является наиболее неустойчивой и динамичной. Жизненное состояние и численность подроста контролируется сложной системой факторов фитосреды сообществ, приводящих часто уже на начальном этапе развития новых генераций фактически к их полной элиминации. Количество всходов в год семеношения может достигать более миллиона на гектар. Но уже к концу первого сезона вегетации численность проростков резко снижается, а в последующие годы падает до ничтожно малых величин (Карманова, 1969; Карпов, 1969; Рысин, 1970, и др.). Как правило, только незначительная часть молодых особей выживает и входит в состав подроста старших генераций.

Чрезвычайно высокий уровень отпада младших генераций ели в сообществах еловых лесов объясняется напряженной конкуренцией со стороны материнских древостоев и растений нижних ярусов за важнейшие ресурсы местообитания. В этой фазе также наблюдается повышенная чувствительность к неблагоприятным условиям еще слабо развитого подроста и его крайне низкая конкурентная способность (Карпов, 1969; Пугачевский, 1983; Факторы регуляции . . ., 1983, и др.).

В качестве важнейших показателей состояния новых генераций и их реакции на условия фитосреды чаще всего используются параметры роста и биомассы особей. Анализ таких показателей часто ограничивается лишь надземными частями растений. Зачастую из поля зрения исследователей выпадает оценка взаимодействий между растениями в сфере подземных органов, что в ряде случаев является решающим фактором возобновительного процесса. В этой связи особый интерес представляют данные о развитии корневых систем подроста как одного из важнейших показателей его состояния и реакции на почвенные условия.

Настоящая работа представляет собой попытку на конкретном материале проследить и дать сравнительную оценку влияния конкуренции со стороны древостоев и растений нижних ярусов на рост и жизненное состояние новых генераций ели в субклимаксовых сообществах еловых лесов.

Работа выполнена на Геоботаническом стационаре БИН АН СССР в Центрально-Лесном биосферном заповеднике.

Изучение подроста осуществлялось в субклимаксовых сообществах еловых лесов двух типов: Piceetum sphagnoso-myrtillosum и P. oxalidosum. Они существенно отличаются друг от друга по режимам почвенно-грунтовых условий, флористическому составу, продуктивности, характеру возобновительного процесса. Природные условия и характеристика объектов приведены в книге «Факторы регуляции экосистем еловых лесов» (1983).

Сообщества ельника сфагново-черничного занимают пологие склоны и выровненные участки заболоченных водоразделов. Почва на экспериментальном участке классифицируется как торфяно-подзолистая глеевая. Сообщества этого типа характеризуются отсутствием подлеска. В кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus* L. Ярус мхов в сообществах этого типа хорошо развит и представлен в основном сфагновыми мхами (*Sphagnum girgensohnii* Russ. и *S. magellanicum* Brid.).

Сообщества ельника кисличника занимают экотопы с наиболее благоприятным режимом факторов почвенно-грунтовой среды. Они сопряжены в своем развитии с относительно дренированными склонами моренных повышений и развиваются на среднеподзолистой слабогумусированной почве. Корнеобитаемый слой почвы в этом сообществе испытывает кратковременное подтопление почвенно-грунтовыми водами. Ярус подлеска здесь представлен *Sorbus aucuparia* L. Травяно-кустарничковый ярус средней густоты состоит главным образом из *Vaccinium myrtillus* L., *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) Fr. W. Schm., *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray и некоторых других видов.

Краткая характеристика древостоев на экспериментальных участках дана в табл. 1 (Карпов, Шапошников, 1983).

Изученный подрост имел возраст шесть лет. В каждом из типов сообществ елочки брались как из ненарушенных естественных условий (контроль), так и из варианта опыта с отраншеенными деревьями. Корневые системы последних были изолированы от соседних особей в 1972—1974 гг. Их площадь питания в 3—5 раз превышала таковую у контрольных экземпляров, а насыщенность

ТАБЛИЦА 1

Основные лесоводственно-таксационные показатели древостоев ели

Тип леса	Состав древостоя	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Полнота	Запас древесины, м^3/га	Число деревьев на 1 га
Ельник сфагново-черничный	9Е$_{110}$1Б$_{80}$	19.3	18.5	0.87	261	1017
Ельник кисличный	9Е$_{110}$10с$_{70}$Б$_{80}$	23.6	25.6	0.95	377	977

почвы сосущими корнями была, наоборот, ниже, чем на контроле, в 3 раза (Абражко, 1982), что способствовало здесь существенному снижению корневой конкуренции со стороны взрослых деревьев.

К моменту исследований подроста (1986 г.) в видовом составе и структуре нижних ярусов на участках с изоляцией отдельных деревьев произошли существенные изменения. Так, на этих площадках в сообществе ельника кисличного травяно-кустарничковый ярус был представлен густыми зарослями *Rubus idaeus* L., *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray, под пологом которых находились редкие экземпляры *Oxalis acetosella* L., *Circaea alpina* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schm. Единичные очень угнетенные елочки сохранились здесь в редких просветах на небольших повышениях. На контрольном участке подрост брали с валежа и небольших повышений нанорельефа, занимаемых кислично-зеленомошной синузией. В кислично-щитовниковой синузии елочки фактически отсутствовали.

В ельнике сфагново-черничном в обоих вариантах елочки брали со старого валежа, а также с повышений нанорельефа, представленных зеленомошной и частично чернично-зеленомошной синузиями. В понижениях, занятых сфагновыми мхами, а также под пологом разросшихся папоротников (*Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray, *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs) в варианте с изоляцией корней деревьев елочки не сохранились.

Таким образом, подрост в изученных сообществах был приурочен лишь к некоторым наиболее характерным микростациям, площадь которых ограниченна, но которые во многом и определяют основные особенности возобновительного процесса ели.

Для каждого варианта проанализировано по 25 елочек. Каждый экземпляр соответственно измерялся и разбирался на соответствующие фракции (табл. 2).

Высушивание биомассы производилось в сушильных шкафах при температуре 100—102 °C.

Поверхность хвои определялась по методу Л. А. Иванова (1925).

Особое внимание уделялось изучению подземных частей подроста. Корневая система елочек осторожно откапывалась целиком. Корни отмывали и под бинокуляром МБС-1 при 16-кратном увеличении разделяли на фракции: активные, опробковевшие и проводящие. Поверхность корешков определяли общепринятым способом по формуле: $S-\pi dl$. Во фракцию активных корней выделяли концевые части корней с живой первичной корой. В эту фракцию вошли все светлые и светло-бурые корешки.

Следует отметить, что у всходов и сеянцев ели 2—3-летнего возраста корневая система стержневого типа. В течение 2—3 лет жизни растения главный корень перегоняет по интенсивности роста боковые. С 3—5-летнего возраста главный корень принимает горизонтальное положение. В этот период окончание главного корня начинает отмирать, а близ отмершего конца возникают 3—4 боковых корешка.

Для всех изученных 6-летних елочек было характерно поверхностное расположение корневых систем, глубина которых не превышала 5 см. Это сущест-

ТАБЛИЦА 2

Основные биометрические характеристики 6-летнего подроста ели

Характеристика	Ельник сфагново-черничный		
	контроль	изоляция корней соседних деревьев	достоверность различий
Высота, см	11.2±0.4	26.2±1.2	11.8
Общая масса, мг	257.9±36.8	1622.0±254.7	5.3
Диаметр корневой шейки, мм	1.7±0.07	2.9±0.2	5.7
Масса надземной части, мг	209.5±31.0	1378.3±228.9	5.1
Общая масса корней, мг	48.4±6.1	243.7±29.3	6.5
Масса хвои, мг	78.4±7.1	586.4±94.5	5.4
Общая длина корней, см	111.7±13.2	606.8±76.4	6.4
Масса активных корней, мг	7.0±0.9	60.2±9.1	5.8
Поверхность хвои, см²	30.1±2.9	219.3±34.7	5.4
Поверхность активных корней, см²	3.97±0.54	31.14±4.80	5.6
Отношение поверхности активных корней к поверхности хвои	0.13	0.14	
Процент массы надземной части	81.2	85.0	
Процент массы корневой системы	18.8	15.0	
Процент массы хвои от общего веса	30.4	36.2	

Продолжение

Характеристика	Ельник кисличный			Достоверность различий для контролей
	контроль	изоляция корней соседних деревьев	достоверность различий	
Высота, см	19.0±0.7	12.7±0.5	7.3	9.7
Общая масса, мг	534.8±54.4	125.3±10.7	7.4	4.2
Диаметр корневой шейки, мм	2.4±0.07	1.6±0.06	8.7	7.0
Масса надземной части, мг	475.7±49.0	109.5±9.6	7.3	4.6
Общая масса корней, мг	59.1±6.3	15.8±1.7	6.7	1.2
Масса хвои, мг	232.0±25.8	45.7±4.2	7.1	5.7
Общая длина корней, см	177.2±18.3	51.6±4.2	6.7	2.9
Масса активных корней, мг	15.9±1.7	3.5±0.6	6.9	4.6
Поверхность хвои, см²	108.6±12.1	28.3±2.7	6.5	6.3
Поверхность активных корней, см²	9.60±1.16	1.94±0.34	6.3	4.4
Отношение поверхности активных корней к поверхности хвои	0.09	0.07		
Процент массы надземной части	88.9	87.4		
Процент массы корневой системы	11.1	12.6		
Процент массы хвои от общего веса	43.4	36.5		

венным образом определяет их жизненность, поскольку в поверхностном слое сосредоточена также значительная часть активных корней деревьев, трав и кустарничков, что приводит к высокой корневой конкуренции между растениями в этом слое, от напряженности которой зависит и успешность развития ювенильных форм подроста.

Как видно из представленных данных (табл. 2.), различия в ростовых реакциях, биомассе елочек различных вариантов в целом достоверны и довольно значительны.

Контрольные особи в сообществе ельника кисличного развиты лучше, чем в сообществе ельника сфагново-черничного. Фактически недостоверными оказались лишь различия между елочками в общей массе корневых систем, хотя общая длина корней и их активная поверхность у особей в ельнике кисличном значительно выше. В последнем случае корневая система елочек более ажурная и компактная. Она представлена, как правило, 4—5 боковыми корешками, а общая длина корешков в среднем составляет 177 см.

Ясно, что лучшие условия почвенного питания способствуют более высоким темпам роста и лучшему развитию сеянцев. Освещенность же в изученных микрогруппировках под пологом обоих древостоев очень близка и составляет около 10—12 % ФАР от открытого места (Алексеев, 1973). Показательно, что с улучшением почвенных условий и уменьшением запаса сосущих корней взрослых деревьев в сообществе ельника кисличного доля корневых систем у контрольных елочек по сравнению с таковыми в ельнике сфагново-черничном заметно снижается, а эффективность работы их корней существенно повышается. Об этом хорошо свидетельствует также и отношение поверхности активных корешков к поверхности хвои (коэффициент водного обслуживания — по Л. А. Иванову), которое у подроста в условиях ельника кисличного значительно ниже, чем в ельнике сфагново-черничном. Аналогичная закономерность отмечена и для взрослых деревьев изученных древостоев (Абражко, Карпов, 1973).

В условиях лучшей обеспеченности контрольных елочек азотом и элементами минерального питания в сообществе ельника кисличного их общая масса более чем в 2 раза, а масса хвои почти в 3 раза выше, чем у особей в ельнике сфагново-черничном. Последняя характеристика особенно важна как один из основных показателей фотосинтетической деятельности, обеспечивающей биопродукционный процесс и рост подроста.

Снижение концентрации сосущих корней деревьев в 3 раза в сообществе ельника сфагново-черничного в опыте с изоляцией их от соседних особей привело к весьма существенным реакциям подроста. Шестилетние елочки здесь по своим характеристикам в 5—8 раз превосходят контрольные экземпляры (кроме высоты, диаметра корневой шейки). Оказывается, в этих типах сообществ с повышенным числом лимитирующих факторов почвенной среды одним из основных факторов, ограничивающих рост и выживаемость новых генераций ели, является высокая насыщенность почвы корнями деревьев (Абражко, 1982) и возникающая вследствие этого напряженная конкуренция между ними за элементы минерального питания и доступные формы азота.

По наблюдениям М. П. Ахминовой и П. П. Трескина (1983), уже трехлетние елочки в этом же варианте опыта по высоте и воздушно-сухой массе превосходили в 2—3 раза контрольные экземпляры.

Совершенно иная ситуация складывалась в сообществе ельника кисличного. В варианте опыта с устранением корневой конкуренции деревьев елочки были крайне угнетены. Общая масса опытных экземпляров более чем в 4 раза, а охвоенность в 5 раз меньше, чем у контрольных елочек. Корневая система у них очень слабо развита и имела минимальные размеры. Масса активных корешков у этих елочек была в 4.5 раза меньше, чем на контроле, и в 17 раз меньше, чем у сеянцев в соответствующем варианте в ельнике сфагново-черничном.

Уменьшение загрузки корней деревьев в сообществе ельника кисличного привело к сильному разрастанию малины и щитовника австрийского, что оказалось главным фактором угнетения и массовой элиминации подроста. Как показали непосредственные наблюдения, подземная часть травяно-кустарничкового яруса здесь возросла в 1.8 раза по сравнению с контролем. Поверхностное размещение корневых систем елочек (до 3—4 см глубины), где сосредоточена и основная масса корней кустарничков, трав, частично деревьев, создает предпосылку повышенной корневой конкуренции за доступные формы минерального питания и воду. Как указывает К. Ф. Старостина (1973), конкуренция в подземной части в таких сомкнутых микрогруппировках дополняется световыми ограничениями. Освещенность под их пологом часто снижается до 1 % ФАР и ниже от открытого места. Все это приводит к тому, что сохранившийся подрост ели имеет крайне угнетенное состояние и фактически обречен на гибель, что подтверждается и крайне низкой численностью, а зачастую и полным его отсутствием в этих условиях.

Таким образом, представленный фактический материал хорошо подтверждает, что рост и состояние новых генераций ели в субклимаксовых сообществах контролируется сложной системой факторов, обусловленных прежде всего средообразующим влиянием материнских древостоев.

Механизмы регуляции ростовых процессов у новых генераций ели могут существенно изменяться в зависимости от типа сообществ. В субклимаксовых сообществах ельника сфагново-черничного с повышенным числом лимитирующих факторов почвенной среды первостепенное значение в регуляции ростовых процессов у подроста приобретает корневая конкуренция деревьев за элементы минерального питания. В экотопах с относительно благоприятными почвенными условиями конкурентные ограничения деревьев в подземных частях сообществ существенно ослаблены, что хорошо отражают и более высокие темпы роста подроста в ельнике кисличном. Однако снижение корневой конкуренции со стороны взрослых деревьев в сообществах этого типа является одной из главных причин инвазии новых видов и развития густого травяно-кустарничкового яруса. Это приводит к снижению численности новых генераций до крайне низких величин или их полной элиминации.

Лабильность реакций подроста довольно четко прослеживается в темпах их роста и структурно-морфологических перестройках как надземных, так и подземных органов. В этой связи весьма примечательно, что с повышением напряженности корневой конкуренции со стороны взрослых деревьев и ухудшением условий минерального питания доля хвои у подроста снижается, а корней, наоборот, увеличивается при уменьшении общей массы корневых систем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абражко М. А. Реакция тонких корней ели на исключение корневой конкуренции соседних деревьев // Лесоведение. 1982. № 6. С. 41—46. — *Абражко В. И., Карпов В. Г.* Эффективность работы листьев и всасывающих корней // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 133—135. — *Алексеев В. А.* Режим радиации в сообществах еловых лесов // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 144—162. — *Ахминова М. П., Трескин П. П.* Динамика численности и рост новых генераций ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 167—179. — *Иванов Л. А.* О водном режиме древесных пород зимою // Изв. Лесн. ин-та. 1925. С. 3—36. — *Карманова И. В.* О конкурентном воздействии надземных и подземных частей древостоя на рост подроста // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л.: Наука, 1969. С. 68—79. — *Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 336 с. — *Карпов В. Г., Шапошников Е. С.* Еловые леса территории // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 7—34. — *Пугачевский А. В.* Влияние мозаичности нижних ярусов на рост и размещение подроста под пологом ельников // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Европейско-Уральской зоны. Л., 1983. С. 42—48. — *Рысин Л. П.* Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса // Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука, 1970. С. 7—53. — *Старостина К. Ф.* Роль синузий нижних ярусов в регуляции возобновительного процесса ели // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 246—255. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В. Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 318 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 XII 1988.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

И. В. Макарова, С. И. Генкал

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *STEPHANODISCUS LUCENS* (*BACILLARIOPHYTA*)

I. V. MAKAROVA, S. I. GENKAL. ON THE SYSTEMATIC STATUS OF *STEPHANODISCUS LUCENS* (*BACILLARIOPHYTA*)

На основании сравнительно-морфологического анализа дается новая комбинация таксона.

Stephanodiscus lucens Hust. был описан из р. Эмс (ФРГ) в 1939 г. (Hustedt, 1939). Этот вид R. Simonsen (1987) перевел в род *Cyclotella* Kütz., однако для него характерно наличие камер-альвеол, отсутствующих у *S. lucens*. По трем характерным признакам, таким как структура штрихов, выступающие над наружной поверхностью створки ребра, наличие краевого гребня, отделяющего лицевую часть створки от загиба, этот таксон отличается от двух вышеназванных родов, его следует поместить в недавно описанный род *Stephanocostis* (Генкал, Кузьмина, 1985). Приводим расширенный диагноз этого вида с учетом данных электронной микроскопии (Simonsen, 1987).

Stephanocostis lucens (Hust.) Genkal et Makar. comb. nov.

Basionym: *Stephanodiscus lucens* Hustedt in Abh. Naturw., 1939, p. 583, fig. 4.

Synonym: *Cyclotella lucens* (Hust.) Simonsen, 1987, p. 250, tab. 372, 1—10.

Створки круглые, в центре тангентально-волнистые, по периферии радиально-волнистые, 5.5—12.5 мкм в диам. Ребра отчетливые, суживаются к центру, не всегда достигая его, 8 в 10 мкм. Поверхность ребер гладкая или негусто мелкогранулированная. Между ребрами имеются заметные углубления на наружной поверхности створки, которым соответствует выпуклость — на внутренней, с радиальными рядами мелких ареол (штрихов), 1—3 ряда близ центра, многорядные у периферии, 8—10 рядов в 1 мкм. Каждое ребро на загибе заканчивается выростом с опорами, на наружной поверхности представленным небольшой трубкой, на внутренней трубка почти не выступает, окружена 4 сопутствующими порами. В центре створки на выпуклой ее части 1 вырост с опорами с 3—4 сопутствующими порами. Двугубый вырост один, находится в одном кольце с выростами с опорами, ближе к одному из них, его внутренняя щель ориентирована тангентально. Загиб створки низкий с нерегулярно расположенными рядами мелких ареол, переходящих с лицевой части створки, край загиба гиалиновый, очень узкий, отогнутый.

Пресноводный вид. Найден в р. Эмс (ФРГ).

Отличается от недавно описанного *Stephanocostis chantaicus* Gencal, Kuzmina, который характеризуется другим рельефом поверхности створки, иным расположением и числом краевых выростов с опорами, отсутствием у них наружной трубки и наличием трех сопутствующих пор, а также радиальным направлением щели двугубого выроста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Генкал С. И., Кузьмина А. Е. Новый род и вид *Stephanocostis chantaicus* Gencal et Kuzmina // Биология внутр. вод. 1985. № 67. С. 8—10. — *Hustedt F.* Die Diatomeenflora des Küstengebietes der Nordsee vom Dollart bis zur Elbmündung. I. Die Diatomeenflora in den Sedimenten der unteren Ems sowie auf den Watten der Leybucht des Memmert und bei der Insel Juist // Abh. Naturw. Ver. Bremen. 1939. Bd 31. S. 572—677. — *Simonsen R.* Atlas and catalogue of the diatom types of Friedrich Hustedt. Berlin; Stuttgart, 1987. Vol. 1. 525 S; Vol. 2. 395 Tab.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт биологии внутренних вод АН СССР,
Борок.

Получено 27 V 1988.

УДК 005 : 582.674.031.734.94(470.67)

Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

Ш. А. Гусейнов

НОВЫЕ ШИПОВНИКИ (*ROSA, ROSACEAE*) ДАГЕСТАНА

SH. A. GUSSEJNOV. THE NEW *ROSA* (*ROSACEAE*) SPECIES FROM DAGHESTAN

Описаны новые таксоны рода *Rosa* — *R. darginica*, *R. cziragensis*, *R. usischensis*, *R.×subbuschiana*, *R. tlaratensis* и *R. altidaghestanica* из Дагестана.

Более углубленное изучение шиповников и новые сборы (1988 г.) по ним на территории республики позволили выявить 6 новых видов *Rosa* в добавление к двум ранее описанным (Гусейнов, 1988).

Rosa darginica Gussejnov sp. nov. — Fruticulus nanus, rhizomatis ramis caules erectos vel ascendentes tenues breviter pilosos et glandulis stipitatis vel setaceis dense tectos (5) 10—15 (17) cm altos emittentibus. Aculei recti vel subascendentes, aciculares et minores setacei. Folia 4—8 (9) cm longa, foliolis 5 (raro 7), orbicularibus, late obovatis, basi apiceque rotundatis, (1) 2—2.5 (2.8) cm longis et (0.7) 1.5—2 (2.7) cm latis, supra plus minusve dense pilosis, subtus pilosiusculis et glandulosis, margine composite serrato-dentatis, dentibus ab utroque latere (8) 10—13 (17), rachide dense breviter pilosa et plus minusve glandulosa, interdum praeterea aculeolis solitariis munita; stipulae foliorum caulinorum angustae, supra glabrae, floralium vero late lanceolatae, supra minute pilosae, margine dense glandulosae, dorso pilosae ac glandulosae. Flos unicus apicalis, pedicello 1—1.3 cm longo, basi tantum piloso, apud fructum glandulis stipitatis tecto. Sepala pro medio 1.5—1.8 cm longa, pinnata, appendicibus lateralibus 1—3 angustis, apicali foliiformiter subdilatato, margine et intus dense pilosa, dorso setaceo-glandulosa, post anthesin stricta, raro reflexa et diu persistentia. Petala alba vel helvola, in alabastris pallide rosea. Fructus globosus vel complanato-globosus, aurantiacus, maturus lucide ruber, pro medio 1.3 cm longus, 1.5 cm latus, basi (raro cotus) glanduloso-aculeolatus; stigmata glabra, atro-brunnea, styli albo-lanati, in capitulum stipitatum congesti. Fl. VII—VIII, fr. VIII—IX.

Typus: RSSA Daghestania, distr. Akuscha, pag. Usischa declive austro-orientale, in pineto; ad margines silvarum apricos et declivia herbosa 1500 m s. m., 4 VIII 1988, fr. Sch. A. Gussejnov (LE).

Species ex affinitate sectionis *Caninae* subsectionis *Vestitae* R. Kell. i. e. speciebus caucasicis *R. hirtissimae* Lonacz. et *R. pubicauli* Galush. affinis, a quibus minutie (10—15 cm alt), caulibus glandulis stipitatis dense obtectis, aculeis glabris, foliolis late obovatis vel globosis et flore unico differt.

Карликовый кустарничек с корневищными побегами, от которых отходят прямостоячие или приподнимающиеся, тонкие, коротко опушенные и густостебельчато или щетинисто-железистые стебли, (5) 10—15 (17) см выс.; шипы прямые или слегка вверх направленные, игловидные и более мелкие щетинистые. Листья 4—8 (9) см дл., листочки в числе 5 (7), округлые, широко-обратнояйцевидные, с округленными основанием и верхушкой, (1) 2—2.5 (2.8) см дл. и (0.7) 1.5—2 (2.7) см шир., сверху б. м. интенсивно опушенные, а снизу слабо опушенные и железистые, по краю сложно пильчато-зубчатые, зубцы в числе 8 (10)—13 (17) с каждой стороны листочка; рахис густо коротко опушенный и б. м. железистый, а иногда с примесью единичных шипиков; прилистники — у стеблевых л. узкие, сверху голые, а у прицветных широколанцетные, сверху мелко опушенные, по краям густо железистые, по спинке опушенные и железистые. Цветок один на верхушке побега; цветоножка 1—1.3 см дл., у основания только опушенная, ближе к плодам также стебельчато-железистая; чашелистики в среднем 1.5—1.8 см дл., перистые с узкими (1—3) боковыми придатками и несколько листовидно расширенным верхним, по краям и с внутренней стороны густо опушенные, по спинке железисто-щетинистые, после цветения вверх направленные, редко отклоненные и долго сохраняющиеся. Лепестки белые или палевые, в бутонах бледно-розовые. Плод шаровидный или сплюснуто-шаровидный, оранжевый, по созревании ярко-красный, в среднем 1.3 см дл. и 1.5 см шир., у основания железисто-шипиковатый, изредка и по всей поверхности; рыльца голые, темно-коричневые, столбики белошерстистые, образующие головку на ножке. Цв. VII—VIII, пл. VIII—IX.

Тип: Дагестанская АССР, Акушинский р-н, с. Усиша, юго-восточный склон, сосновый лес. На солнечных лесных опушках и травянистых склонах, 1500 м над ур. м., 4 VIII 1988, пл., Ш. А. Гусейнов (LE).

Принадлежит к группе родства секции *Caninae* (Crepin, 1869) подсекции *Vestitae* R. Kell., т. е. близок к кавказским видам *R. hirtissima* Lonacz. s. l. (Юзепчук, 1941) и *R. pubicaulis* Galush. (Галушко, 1960). От обоих видов отличается меньшими размерами (10—15 см выс.), густостебельчато-железистыми побегами, голыми шипами, обратно-широкояйцевидными или округлыми листочками и единственным цветком.

Rosa cziragensis Gussejnov sp. nov. — Fruticulus humilis ascendens 15—20 (25) cm altus. Caulis glandulis rubris tuberculis suffultis et pilis longis (sub lente visis) tectus. Aculei conformes pauci minuti, aequilongi aculeoliformes recti vel subreflexi, basi oblongi vel lanceolati et pilosiusculi. Folia 5—8 cm longa, 7—9 foliolata, foliolis late obovatis apice truncatis vel obtusis, basi cuneatis, 1—1.5 (2) cm longis, 0.8—1.3 (1.7) cm latis, utrinque necnon secus rachidem plus minusve dense pilosis eglandulosis, margine inaequiserratis vel serratis, ab utroque latere 7—10 dentatis. Stipulae tenues angustae (1) 1.3—1.5 (1.8) cm longae, 1—1.5 (2) mm latae, auriculis tenuiter acutatis hastatim divergentibus, foliorum apicalium haud dilatatae, utrinque pilosae eglandulose, margine sparse glandulosae, Flos unicus terminales subfoliis apicalibus abditus, pedicello 1.5—1.7 cm longo, pilosiusculo; sepala 1.1—1.2 cm longa, appendicibus apicali brevi necnon lateralibus 1—2 praedita, dorso et marginibus praecipue villosa, raro praeterea solitarie glandulosa, intus floccosa, post anthesin reflexa. Fructus globosus vel ovoideus, pilosius culus; petala, ut videtur, rosea. Capitulum stigmatum magnum sessile, dense pilosum. Fl. VII, fr. VIII—IX.

Typus: RSSA Daghestania, distr. Agulsky, pag. Czirag, in loco «Caput Aquilae» dicto, ad declivia austro-orientalia saxosa, sub saxis in locis apricis 2600—2700 m s. m., 11 VIII 1988, fr. Sch. A. Gussejnov.

Species hybridogena affinitati *R. hirtissimae* Lonacz. s. l. (*R. hirtissima*, *R. pubicaulis*, *R. awarica*, *R. darginica*).

Caulibus aculeisque pilosis similis, *R. spinosissimam* L. s. l. (*R. spinosissima* var. *tomentella* Boiss.) foliolis minutis utrinque pilosis in mentem revocat.

A speciebus supra dictis planta nostra fructibus, pedicellis fructiferis rachideque haud set aceo glandulosis, sepalis interdum tantum glandulosis differt.

Низкий приподнимающийся кустарничек, 15—20 (25) см выс. Стебель с бугорчатосидячими красными железами и опушен длинными волосками (см. в лупу); шипы однообразные, немногочисленные, мелкие, по размерам одинаковые, шипиковидные, прямые или слегка отклоненные, у основания — продолговатые или ланцетные и слабо опушенные. Листья 5—8 см дл., с 7—9 листочками; листочки широко-обратнояйцевидные, с усеченной или тупой верхушкой и клиновидным основанием, 1—1.5 (2) см дл. и 0.8—1.3 (1.7) см шир., с обеих сторон, а также по рахису б. м. густо опушенные и нежелезистые, по краю неравнопильчатые или пильчатые, с 7—10 зубцами с каждой стороны листочка; прилистники тонкие, узкие (1) 1.3—1.5 (1.8) см дл. и 1—1.5 (2) мм шир., с тонко заостренными, копьевидно расходящимися ушками, у верхушечных листьев не расширяющиеся, с обеих сторон опушенные (без железок) и по краю редко железистые. Цветок один на конце побега, прикрыт верхушечными листьями; цветоножка 1.5—1.7 см дл., слабо опушенная; чашелистики 1.1—1.2 см дл., с коротким верхушечным с 1—2 боковыми придатками, по спинке и особенно по краям мохнато опушенные, редко с примесью единичных железок, с внутренней стороны хлопьевидно опушенные, после цветения вниз отогнутые. Плод шаровидный или яйцевидный, слабо опушенный; лепестки, по-видимому, розовые; головка рылец крупная, сидячая, густо опушенная. Цв. VII, пл. VIII—IX.

Тип: Дагестанская АССР, Агульский р-н, с. Чираг, в местечке «Орлиная голова». На юго-восточных скалистых склонах, под скалами, на открытых участках, 2600—2700 м над ур. м., 11 VIII 1988, пл., Ш. А. Гусейнов.

Описываемый гибридогенный вид, с одной стороны, близок к группе родства *R. hirtissima* Lonacz. s. l. (*R. hirtissima*, *R. pubicaulis*, *R. awarica*, *R. darginia*) по опушенным побегам и шипам, с другой — к *S. spinosissima* L. s. l. (*R. spinosissima* var. *tomentella* Boiss.) по мелким, опушенным с обеих сторон листочкам (Юзепчук, 1941; Галушко, 1960; Гусейнов, 1988). Описываемый нами вид отличается от вышеуказанных видов отсутствием щетинистых железок на плодах, плодоножках, прилистниках, на рахисе. Железистое опушение иногда развивается только на чашелистиках.

Rosa usischensis Gussejnov sp. nov. — Fruticulus nanus 5—8(10) cm altus, rhizomatis ramo caulem unicum 3—5 cm alto, emittente; anno sequente rami pro more duo tenuissimi (2 mm in diam.) breves (2—3 cm longi) oriundi, quorum alius florifer post annum emoriens, folia 3—4 et florem fructumque inicum praebens, alius sterilis, annis siccis interdum gemmam tantum praebens post annum ramulum fertilem emittens, glabri, glandulis stipitatis tecti. Aculei plerumque minuti, recti, setacei et raro aciculares, 3—4 mm longi. Folia (2.5) 4—6 (7) cm longa, rami floriferi quinquefoliolata, rami vero sterilis, quinque — septemfoliolata, foliolis parvis (0.7) 1.3—1.8 (2.5) cm longis, (0.5) 0.7—1 (1.5) cm latis, oblongis, oblongo-ovatis, apice acuminatis, basi subrotundatis vel cuneatis, supra glabris, subtus glandulosis, raro secus nervum principalem minute pilosis, margine composite serratis; dentibus 10—16, rachide breviter pilosa, glandulosa et praeterea setaceo-aculeolata; stipulae utrinque glabrae, margine glandulosae et raro viscidae, foliorum caulinorum angustae, 1—1.2 cm longae, 2—3 mm latae, floralium vero oblongae vel lanceolatae 1.2—1.5 cm longae, 3—4 mm latae. Flos unicus apicalis 35—40 mm in diam., pedicello erecto 0.8—1.2 cm longo glabro, glandulis stipitatis tecto. Sepala ca. 2 cm longa, stricta, dein expansa, integra, raro appendicibus lateralibus solitariis praedita, apice subdilatata, dorso glanduloso-setosa, margine et intus dense pilosa et fructificatione diu persistentia. Fructus late ovatis apice acutus basi attenuatus, maturitate intense ruber, 1.5—1.9 cm longus, 1—1.3 cm latus, glaber basi intense, per totam vero superficiem sparse glanduloso-setosus; capitulum stigmatum sessile, pilosiusculum. Fl. VII—VIII, fr. VIII—IX.

Typus: RSSA Daghestania, distr. Akuscha, pagus Usischa, in loco pinetum, Usischense dicto, ad declive orientale, in declivibus siccis (calcareis) herbaceis 1500 m s. m., 4 VIII 1988, fr. Sch. A. Gussejnov (LE).

Species ex affinitate *Rosae buschianae* Chrshan., sed caule solitario humillimo, 5—8 cm alto, foliolis supra glabris (omnino eglandulosis) acutatis necnon fructu majore bene distinguitur.

Карликовый кустарничек, 5—8 (10) см выс., с корневищным побегом, на котором развивается лишь один стебель, 3—5 см выс., на следующий год на нем развиваются, как правило, два очень тонких (2 мм в диам.) и коротких (2—3 см дл.) побега; один — цветоносный (фертильный, который на следующий год отмирает), образующий 3—4 листа и единственный цветок и плод, другой (стерильный, который в сухие годы может быть представлен только почкой) — развивающий на следующий год цветоносный побег; стебли голые, стебельчато-железистые; шипы б. ч. мелкие, прямые, щетинковидные и редко игловидные, 3—4 мм дл. Листья (2.5) 4—6 (7) см дл.; листочки в числе 5 (на цветковом побеге) и 5—7 (на стерильном побеге), мелкие (0.7) 1.3—1.8 (2.5) см дл. и (0.5) 0.7—1 (1.5) см шир., продолговатые, продолговато-яйцевидные, с заостренной верхушкой, слегка округленным или клиновидным основанием, сверху голые, снизу железистые, редко по главным жилкам мелко опушенные, по краю сложнопильчатые; зубцы в числе 10—16 с каждой стороны листочка; рахис коротко опушенный и железистый с примесью щетинковидных шипиков; прилистники сверху и снизу голые, по краю железистые и редко клейкие, узкие — у стеблевых л. 1—1.2 см дл. и 2—3 мм шир. и продолговатые или ланцетные — у прицветных л., 1.2—1.5 см дл. и 3—4 мм шир. Цветок один на верхушке побега, 35—40 мм в диам.; цветоножка прямостоячая, 0.8—1.2 см дл., голая, стебельчато-железистая; чашелистики, около 2 см дл., вверх направленные, позже распростертые, цельные, редко с единичными боковыми придатками и слегка расширенным верхним придатком; по спинке железисто-щетинистые, по краю и с внутренней стороны густо опушенные, долго сохраняющиеся при плодах. Плод широкоовальный, с острой верхушкой и оттянутым основанием, по созревании ярко-красный, 1.5—1.9 см дл. и 1—1.3 см шир., голый, интенсивно у основания, рассеянно по всей поверхности железисто-щетинистый; головка рылец сидячая, слабоопушенная. Цв. VII—VIII, пл. VIII—IX.

Тип: Дагестанская АССР, Акушинский р-н, с. Усиша, в местечке Усишинский сосновый лес. Восточный склон, на сухих (известняковых), травянистых склонах, 1500 м над ур. м., 4 VIII 1988, пл., Ш. А. Гусейнов (LE).

Принадлежит родству *Rosa buschiana* Chrshan. (Хржановский, 1958), но хорошо отличается от него очень низким одиночным стеблем, 5—8 см выс., листочками сверху голыми (и совершенно без железок), заостренными и более крупными плодами.

Rosa subbuschiana Gussejnov sp. nov. — Fruticulus nanus 15—30 (40) cm altus, rhizomatis ramis caules erectos rubeolo-fuscos emittentibus. Aculei inaequi longi, alteri magni ad 1—1.2 cm longi, pro more gemini, subulati; recti vel subreflexi sparsi, alteri vero satacei numerosi (aculeoli). Folia (3) 5—10 (15) cm longa, foliolis (5) 7—9 orbiculari-ellipticis supra glabris, subtus rubro-glandulosis et secus nervos principales pilosis, dentibus composite dentato-serratis (3—8 glandulosis), ab utroque latere (7) 10—17 (23), rachide atro-rubra, breviter pilosa, glandulosa et raro aculeata. Stipulae plerumque angustae ad 2.5 cm longae, 0.2—0.5 cm latae, foliorum apicalium ac floralium late dilatatae, auriculis subdivergentibus, subtus et marginibus dense glandulosae et viscidae, supra glabrae. Flores solitarii, 2.5—3 cm in diam., pedicello hypanthio aequilongo, vel eo sesqui breviore, 0.5—2.5 cm longo, glandulis stipitatis dense tecto. Hypanthium oblongum vel suburceolatum, basi apiceque angustatum, pro more leve, basi (raro totum) glandulis stipitatis tectum. Sepala integra vel raro appendicibus filiformibus solitariis praedita, dorso glanduloso-setosa, post anthesin stricta, diu persistentia; petala alba, in alabastris raro pallide rosea, capitulum stylorum sessile, plus minusve pilosum. Fructus maturitate sanguinei, 2—3 cm longi et ca 1 cm lati. Fl. VI—VII, fr. VIII—IX.

Typus: RSSA Daghestania, distr. Akuscha, pag. Usischa, ad margines silvarum et declivia aprica herbacea sicca, 1500 m s. m., 4 VIII 1988, fr. Sch. A. Gussejnov (LE).

Species hybridogena, *R. oxyodon* Boiss. ×*R. buschiana* Chrshan., quae plantae endemicae Caucasi sunt.; *R. oxyodontem* Boiss. fructibus, pedicellis et sepalis strictis diu persistentibus in mentem revocat, sed humilitate (nec altitudine in Daghestania ad 2—3 m), foliolis subtus glandulosis basi rotundatis optime differt; *R. buschianae* Chrshan. turionibus, aculeis, stipulis bene evolutis, supra glabris, foliolis subtus glandulosis et floribus pallide roseis similis est, a qua forma, dimensionibus ac pubescentia foliolorum, fructum sepalorumque distinguitur.

Карликовый кустарничек, 15—30 (40) см выс., с корневищными побегами, от которых отходят прямостоячие, красновато-бурые стебли; шипы неодинаковые, наряду с редкими, парными, крупными, до 1—1.2 см дл., шиловидными, прямыми или слегка вниз отклоненными — многочисленные щетинковидные шипики. Листья (3) 5—10 (15) см дл., с (5) 7—9 округло-эллиптическими листочками. Листочки сверху голые, снизу красно-железистые и по главным жилкам опушенные; зубцы сложно зубчато-пильчатые (с 3—8 железками) в числе (7) 10—17 (23) с каждой стороны листочка; рахис темно-красный, коротко опушенный железистый и редко шиповатый; прилистники узкие, до 2.5 см дл. и 0.2—0.5 см шир., а у верхушечных и прицветных листьев широко расширяющиеся, ушки несколько расходящиеся, снизу и по краям густо железистые и клейкие, сверху голые. Цветки одиночные, 2.5—3 см в диам., с цветоножкой равной гипантию или в полтора раза короче его, 0.5—2.5 см дл. густостебельчато-железистой; гипантий продолговатый или слегка кувшинчатый, суженный на концах, обычно гладкий у основания и редко по всей поверхности стебельчато-железистый; чашелистики цельные или редко с единичными нитевидными боковыми придатками, по спинке железисто-щетинистые, после цветения вверх направленные, долго сохраняющиеся; лепестки белые, в бутонах редко бледно-розовые; головка столбиков сидячая, б. м. опушенная. Плоды по созревании кроваво-красные, 2—3 см дл. и около 1 см шир. Цв. VI—VII, пл. VIII—IX.

Тип: Дагестанская АССР, Акушинский р-н, с. Усиша. На опушках, травянистых, сухих, открытых склонах, 1500 м над ур. м., 4 VIII 1988, пл., Ш. А. Гусейнов (LE).

Гибридогенный вид, сочетающий в себе признаки эндемичных кавказских роз *R. oxyodon* Boiss. (Boissier, 1872) и *R. buschiana* Chrshan. К первому виду он близок по характеру плодов, цветоножек и вверх направленными долго сохраняющимися чашелистиками, ко второму — корневищными побегами, шипами, развитыми, сверху голыми прилистниками, снизу железистыми листочками и бледно-розовыми цветами. От первого резко отличается низким ростом (тогда как *R. oxyodon* в Дагестане имеет высоту до 2—3 м), снизу железистыми и округленными у основания листочками, а от второго — формой, размерами и опушенностью листочков, плодов и чашелистиков.

Rosa tlaratensis Gussejnov sp. nov. — Fruticulus nanus, 10—20 cm altus (turionibus interdum ad 35 cm altis), cortice atro-rubro. Aculei numerosi conformes, aciculares vel subulati, facile decidui, maximi in turionibus ad 1.2 cm longi, recte, horizontales vel in caulibus floriferis subascendentes basi valde elevata. Folia (4) 5—10 (13) cm longa, 7-foliolata (in turionibus 9-foliolata), foliolis 1—2 cm longis, 0.5—1.5 cm latis (in caulibus floriferis), ad 2—4 cm longis, 1—2 cm latis (in turionibus), ovalibus, nonnullis suboblongis, basi cuneatis, apice acutatis, margine glanduloso-paleaceis, 8—13 dentatis, utrinque pilosiusculis, subtus praeterea glandulosis; stipulae in caulibus floriferis ca. 1 cm longae, 1—3 mm latae supra subglabrae, subtus plus minusve minute pilosae, dense glandulosae, in turionibus 1.8—2.3 cm longae, 2—4 mm latae, utrinque pilosae, subtus glandulosae margine praeterea viscidae. Flores solitarii, pedicellis tenuibus glabris, raro glandulis stipitatis tectis. Hypanthium globosum vel subovoideum, leve, saepe setaceo-glandulosum vel aculeolatum. Sepala ad 2.5 cm longa, petalis longiora, integerrima, raro appendicibus 1—2 lateralibus filiformibus praedita, intus et interdum margine dense albo-tomentosa, dorso glandulosa, post anthesin expansa vel reflexa, decidua; petala in alabastris pallide rosea, patentia alba, ad 2 cm longa et lata, apice sinuata. Styli capitulum stigmatum stipitatum lanatum formantes. Fructus minuti, globosi vel ovoidei, maturitate intense rubri.

Typus: RSSA Daghestania, distr. Tlarata, pag. Chadial, prope praediolum rusticum Tadial; declive austro-orientale, in pratis subalpinis 2300—2500 m s. m., 7 VIII 1988, fr. Sch. A. Gussejnov (LE).

Species nostra multis notis i. e. aculeis conformibus numerosis, stipulis, foliis foliolisque, fructibus *R. praetermissae* Galush. simillima est, set statura duplo et plus humiliore, sepalis expansis vel reflexis, intus tomentoso-pilosis et praecipue aculeis facile secedentibus basi valde elevata suffultis (nota nulli specierum caucasicarum tam propria) necnon oecologia optime distinguitur.

Species nostra incertae sedis videtur, sed unacum *R. praetermissa* Galush. charactere aculeorum, pedicellis fructiferis longis tenuibusque, fructu subgloboso etc. *R. spinosissimam* L. in mentem revocat, dimensionibus vero necnon habitatione altimontana, foliorum indumento (in caulibus floriferis praecipue), floribus solitariis pallide roseis, fructibus subglobosis etc. *R. buschianae* Chrshan. similis est, a quibus tamen (parentibus probabilibus) bene differt et sine dubio species propria est.

Карликовый кустарничек, 10—20 см выс. (турионы достигают иногда 35 см выс.), с темно-красной корой; шипы многочисленные, однотипные, игловидные или шиловидные, легко опадающие, самые крупные на турионах достигают 1.2 см дл., прямые, горизонтальные или на цветоносных побегах слегка вверх направленные, с высоко приподнятым на стебле основанием. Листья (4) 5—10 (13) см дл. с 7 (9) листочками на турионах; листочки 1—2 см дл. и 0.5—1.5 см шир. (на цветоносных побегах), до 2—4 см дл. и 1—2 см шир. (на турионах), овальные, некоторые почти продолговатые, с клиновидным основанием и заостренной верхушкой, по краю железисто-пильчатые; зубцы в числе 8—13 с каждой стороны листочка; с обеих сторон слабо опушенные, а снизу также железистые; прилистники около 1 см дл. и 1—3 мм шир., на цветочных побегах, сверху почти голые, снизу б. м. мелко опушенные и густо железистые, а на турионах 1.8—2.3 см дл. и 2—4 мм шир., с обеих сторон опушенные, снизу железистые, а по краям, кроме того, клейкие. Цветки одиночные, на тонких, голых, редко стебельчато-железистых цветоножках; гипантий шаровидный или несколько яйцевидный, гладкий, чаще щетинисто-железистый или шипиковатый; чашелистики желобчатые до 2.5 см дл., длиннее лепестков, цельнокрайные, редко с 1—2 нитевидными боковыми придатками, со внутри, а иногда и по краям густо беловойлочно опушенные, по спинке с железками, после отцветания распростертые или назад отогнутые, опадающие; лепестки в бутонах бледно-розовые, при раскрывании белые, до 2 см дл. и почти такой же шир., с выемкой на верхушке; столбики образуют шерстистую головку рылец на ножке. Плоды небольшие, шаровидные или яйцевидные, по созревании ярко-красные.

Тип: Дагестанская АССР, Тларатинский р-н, с. Хадиял, около хутора Тадиял. Юго-восточный склон, на субальпийских лугах 2300—2500 м над ур. м., 7 VIII 1988, пл., Ш. А. Гусейнов (LE).

Описываемый вид очень близок к *R. praetermissa* Galush. (Галушко, 1960) по многим признакам: наличию многочисленных однотипных шипов, сходных по форме и размерам прилистников, листьев, листочков и плодам. Но вместе с тем очень разительны и различия. Исследуемые нами растения отличаются более (в 2 раза) низким ростом, распростертыми или вниз отогнутыми, с внутренней стороны войлочно опушенными чашелистиками. Наиболее интересное различие — очень легко обрывающиеся шипы, основание которых высоко приподнято над поверхностью побега. Признак этот так хорошо не выражен ни у одного вида кавказских роз. Резко различна и экология сравниваемых видов.

Определить систематическое положение нового вида чрезвычайно трудно, но ясно одно: данный вид, как и *R. praetermissa*, имеет родство, с одной стороны, с *R. spinosissima* L. по характеру шипов, длинным и тонким плодоножкам, округлой форме плода, и с другой — с *R. buschiana* Chrshan. по карликовым размерам растения (определенным высокогорным их местообитанием), б. м. сходным опушением листьев (особенно на цветоносных побегах), одиночным и бледно-розовым цветам, почти шаровидным плодам и т. д. Но тем не менее столь четкие особенности данного вида, отличающего его от предполагаемых родительских, дают возможность описать как самостоятельный вид.

Rosa altidaghestanica Gussejnov sp. nov. — Frutex ad 1.5 m altus cortice ramorum vetustorum rubescenti-fusco, turionum griseolo-glauco; aculei gemini mediocres subreflexi, in turionibus praeterea aculeoli aciculares setiformes minuti numerosi adsunt. Folia 5—10 cm longa, foliolis (5) 7 ellipticis, supra glabris, pruinosis, subtus sparse pilosis et glandulosis, dentibus ab utroque latere 5—10 biserratis, rachide dense glandulosa et breviter pilosa. Stipulae angustae, ad 1.5 cm longae, 2—4 mm latae, glabrae, margine dense glandulosae viscidae. Flores solitarii, pedicellis 13—15 mm longis, hypanthio subequilongis, dense setaceo-glanduloso. Sepala 13—17 mm longa, appendicibus lateralibus 1 (2) angustis, intus tomentosa, dorso dense glandulosa et praeterea sparse aciculari-setosa, post anthesin stricta et diu persistentia. Fructus subglobosi vel ovoideae, apice subangustati, atro-rubri vel rubro-violaceae pruinosi, basi apiceque glandulis stipitatis obtecti, capitulum stigmatum subsessile pilosiusculum. Fl. VII—VIII.

Typus: RSSA Daghestania, distr. Tljaratensis, pag. Tljarata, ad declive austro-occidentale fruticosum collucatum 1400—1600 m s. m., 22 IX 1973, N 166, fr. D. Bagaturova (LE).

Species ex affinitate *Rosae oxyodontis* Boiss. s. l. species tam dudum notas (*R. oplistes* Boiss. et *R. roopae* Lonacz.) quam numerosas nuper detectas, plorumque hybridogenas (*R. spinosissima* L. parente) in Caucaso vigentes (*R. baxanensem* Galush., *R. obtegentem* Galush., *R. adenophyllam* Galush. et *R. oxyodontoides* Galush.) continente.

Species nostra primo intuitu *R.×baxanensis* Galush. simillima (ambae notas multas *R. oxyodontis* Boiss. et *R. spinosissimae* L. praebent), a qua foliolis biserratis supra pruinosis, subtus pilosis et glandulosis, stipulis, pedicellis, sepalis, fructibus rachideque glandulis stipitatis tectis, sepalis plus minusve pinnatis necnon fructibus subglobosis vel ovoideis differt.

Кустарник до 1.5 м выс. с красновато-бурой (на старых) и серовато-сизой (на турионах) корой; шипы парные, средней величины, слегка вниз отогнутые, на турионах к ним прибавляются многочисленные мелкие и игловидные шипики. Листья 5—10 см дл., с 5 (7) эллиптическими листочками, сверху голые, с сизым налетом, снизу редко опушенные и железистые; зубцы двоякопильчатые в числе 5—11 с каждой стороны листочка; рахис густо железистый и коротко опушенный; прилистники узкие, до 1.5 см дл. и 2—4 мм шир., голые, по краю густо железистые и клейкие. Цветки одиночные, на почти равных гипантию, 13—15 мм дл., густо железисто-щетинистых цветоножках; чашелистики 13—17 мм дл. с 1 (2) узкими боковыми придатками, с внутренней стороны войлочно опушенные, по спинке густо железистые, кроме того, редко игловидно-щетинистые, после цветения вверх направленные и долго сохраняющиеся. Плоды почти шаровидные или яйцевидные, у верхушки слегка суженные, темно-красные или красно-фиолетовые, с сизым налетом, у основания и у верхушки стебельчато-железистые; головка рылец почти сидячая и слабо опушенная. Цв. VII—VIII.

Тип: Дагестанская АССР, Тляратинский р-н, с. Тлярата. Юго-западный, изреженный кустарниковый склон, 1400—1600 м над ур. м., 22 IX 1973, № 166, пл., Д. Багатурова (LE).

Принадлежит к группе родства *Rosa oxyodon* Boiss. s. l., объединяющей как давно известные (*R. oplistes* Boiss. и *R. roopae* Lonaz.), так и многочисленные недавно открытые в основном гибридогенные с участием *R. spinosissima* L. кавказские виды (*R.*×*baxanensis* Galush., *R. obtegens* Galush., *R. adenophylla* Galush. и *R.*×*oxyodontioides* Galush.) (Галушко, 1961).

Описываемый вид, на первый взгляд, очень похож на *R.*×*baxanensis* Galush., который, как и описываемый нами вид, содержит много общих признаков с *R. oxyodon* Boiss. и *R. spinosissima* L.

От *R. baxanensis* отличается двоякопильчатыми, сверху сизыми, снизу опушенными и железистыми листочками; стебельчато-железистыми прилистниками, цветоножками, чашелистиками, плодами и рахисом; б. м. перистыми чашелистиками; почти шаровидными или яйцевидными плодами.

За просмотр диагнозов новых таксонов и ценные замечания выражаю свою признательность Р. В. Камелину.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Новые виды шиповников флоры Кавказа // Бот. материалы Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1959. Т. 19. С. 204—217. — *Галушко А. И.* Новые шиповники Северного Кавказа // Бот. материалы Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1960. Т. 20. С. 205—216. — *Галушко А. И.* Материалы к изучению шиповников Северного Кавказа // Бот. материал Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1961. Т. 21. М. 206—232. — *Галушко А. И.* Новые виды шиповников флоры Центрального Кавказа // Учен. зап. Кабард.-Балк. ун-та. 1962. Вып. 53. С. 51—56. — *Гусейнов Ш. А.* Новые виды рода *Rosa* (*Rosaceae*) из Дагестана // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 597—599. — *Хржановский В. Г.* Розы. М.: Сов. наука, 1958. 500 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юзепчук С. В.* Сем. *Rosaceae* // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР. 1941. Т. 10. 675 с. — *Boissier E.* Flora Orientalis, 2. Genevae et Basileae, (1872); Suppl. 1888. P. 201—229. — *Crepin F.* Primitiae monographiae Rosarum // Bull. Soc. Bot. Belg. 1869. T. 8, fosc. 1. P. 226—349.

Дагестанский государственный педагогический институт,
Махачкала.

Получено 13 I 1989.

УДК 582.736 (571.1/5)

Бот. журн., 1989, т 74, № 6

Н. А. Бондарева

НОВЫЙ ПОДВИД *CARAGANA PYGMAEA* (*FABACEAE*) ИЗ СИБИРИ

N. A. BONDAREVA. NEW SUBSPECIES OF *CARAGANA PYGMAEA* (*FABACEAE*) FROM SIBERIA

Описан новый подвид *Garagana pygmaea* из Сибири.

Caragana pygmaea (L.) DC. — полиморфный вид, распространенный в Южной Сибири, Казахстане, Средней и Центральной Азии. Включает несколько эколого-географических рас, разными авторами рассматриваемых в качестве видов (Пояркова, 1945), подвидов или разновидностей (Половинко и др., 1987; Половинко, Яковлев, 1987).

Мы изучали изменчивость морфологических признаков и популяционную структуру *C. pygmaea* на территории Сибири (Бондарева, 1987). Биометрически исследованы природные популяции вида. Анализ морфологических и эколого-фитоценотических характеристик сибирских популяций *C. pygmaea* выявил наличие в южной части Тувы эколого-географической расы, занимающей опустыненные каменистые степи Убсунурской котловины (Бондарева, 1987).

Южнотувинская эколого-географическая раса выделена впервые. Она описана нами как подвид *C. pygmaea* subsp. *austrotuvinica*.

Caragana pygmaea (L.) DC. subsp. austrotuvinica Bondareva subsp. nov. — Frutex ad 1 m altus, cortice pallide albido-flavo ad plus minusve atro-viridulo-flavum, ramis striis longitudinalibus suberosis griseolis praeditis. Foliola intense viridia, 4—15 mm longa, 1—3.5 mm lata, glabra vel haud dense appresse breviter pilosa, plana, anguste obovata, apice rotundata, obtusa vel acutiuscula, in aculeolum brevem adeuntia. Calyx tubulosus vel tubuloso-campanulatus, 5—9 mm longus, 3.5—5.5 mm latus, dentibus triangularibus acutis vel acutiatis, glaber vel sparse solitarie pilosus. Corollae alae unguiculo lamina sesqui-duplo breviore, auricula obtusa, unguiculo 4—5 plo breviore. Ovarium glabrum vel totum aut secus suturas solitarie pilosum.

Typus: Tuva, in 20 km prope lacus Ubsu-Nur, in viciniis pagum Ak-Czyra, in steppa lapidosa, 2 VIII 1973, Timochina, Sakoviz.

Affinitas. A subspecie typica cortice pallido, ramis striis suberosis griseolis notatis, foliolis latis planis intense viridibus, apice rotundatis, pubescentia omnium partium subnulla, humilitate ac forma fruticis spinosissimi compacta differt.

Habitat in steppis lapidosis et desertificatis in parte Tuvae australi ac in regionibus Mongoliae adjacentibus (depressio Ubsunurica).

Кустарник до 1 м высотой. Кора от светлой беловато-желтой до более или менее темной зеленовато-желтой, побеги с продольными сероватыми пробковыми полосками. Листочки ярко-зеленые, 4—15 мм дл., 1—3.5 мм шир., голые или негусто коротко прижато-волосистые, плоские, узко-обратнояйцевидные, с округлой тупой или островатой верхушкой, кончающейся коротким шипиком. Чашечка трубчатая или трубчато-колокольчатая, 5—9 мм дл., 3.5—5.5 мм шир., с треугольными острыми или заостренными зубцами, голая или с единичными рассеянными волосками. Крылья венчика с ноготком в 1.5—2 раза короче пластинки; ушко тупое, в 4—5 раз короче ноготка. Завязь голая или с единичными волосками, рассеянными по всей поверхности или расположенными вдоль швов.

Тип: Тува, в 20 км от озера Убсу-Нур, окрестности поселка Ак-Чыра, щебнистая степь, 2 VIII 1973, Тимохина, Сакович.

Родство. От типового подвида отличается светлой корой, сероватыми пробковыми полосками на побегах, широкими плоскими ярко-зелеными листочками с округлой верхушкой, почти отсутствующим опушением органов, компактной формой куста, сильной колючестью, меньшей высотой растения.

Растет в каменистых опустыненных степях в южной части Тувы и прилежащих районах Монголии (в Убсунурской котловине).

Как указано выше, выделенная раса имеет ряд морфологических отличий от типичной формы *C. pygmaea*. По многим признакам близка к *C. leucophloea* Pojark. Гербарные сборы из окрестностей оз. Убсу-Нур, хранящиеся в коллекции Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР, определены С. А. Тимохиной как *C. leucophloea*, а А. В. Положий — как гибрид *C. leucophloea*×*C. pygmaea* (Общий гербарий ЦСБС СО АН СССР). *C. leucophloea* — вид, обитающий в Средней и Центральной Азии (в Сибирь не заходит); близок к *C. pygmaea*, но характеризуется большей ксерофильностью. Выделенная нами южнотувинская эколого-географическая раса представляет собой промежуточный вариант между *C. pygmaea* и *C. leucophloea*. С видом *C. leucophloea* ее сближают белесый цвет коры, наличие пробковых полосок на побегах, отсутствие опушенности органов, колокольчатая форма чашечки, компактность и сильная колючесть куста. Однако по основному диагностическому признаку — длине ушка крыла венчика — выделенная раса примыкает к виду *C. pygmaea* (для *C. pygmaea* характерно маленькое тупое ушко крыла венчика, в 4—5 раз короче ноготка, а для *C. leucophloea* — длинное шпорцевидное ушко, в 2—2.5 раза короче ноготка). Таким образом, южнотувинская эколого-географическая раса представляет собой наиболее ксерофильный подвид *C. pygmaea*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарева Н. А. Изменчивость морфологических признаков и внутривидовая дифференциация караганы карликовой в Сибири. Новосибирск, 1987. 50 с. Деп. в ВИНИТИ 13.08.87, № 5941—В87. 50 с. — *Половинко А. Е., Баторова С. М., Яковлев Г. П.* Морфологический анализ видов караган из ряда *Pygmaeae* Kom. Препринт, Улан-Удэ, 1987. 23 с. — *Половинко А. Е., Яковлев Г. П.* Хемотаксономическое изучение некоторых видов рода *Caragana* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 3. С. 318—322. — *Пояркова А. И.* Род *Caragana* Lam. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945. Т. 11. С. 327—368.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 2 XI 1988.

УДК 582.738 (571.6)

Бот. журн., 1989, т. 74, № 6

Н. С. Павлова

НОВЫЕ ВИДЫ СЕМЕЙСТВА *FABACEAE* С СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

N. S. PAVLOVA. THE NEW SPECIES OF THE *FABACEAE* FAMILY FROM THE SOVIET FAR EAST

Описываются 3 новых вида рода *Oxytropis* из секции *Orobia*, найденные на о-ве Сахалин, 1 вид рода *Astragalus* из секции *Hemiphaca* с о-ва Монерон и 1 вид рода *Hedysarum* из секции *Gamotion* с хр. Сихотэ-Алинь. Приводятся краткие комментарии к ним.

В ходе критической обработки бобовых советского Дальнего Востока (СДВ) для 4-го тома сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» мы выявили 5 новых для науки видов сем. *Fabaceae* из родов *Oxytropis* DC., *Astragalus* L., *Hedysarum* L.

Ниже приводятся описания новых таксонов с примечаниями.

Oxytropis helenae N. S. Pavlova sp. nov. (sect. Orobia Bunge). — Planta 20—25 cm alta, pilosiuscula, viridiuscula, caespites plus minusve magnos formans. Radix haud crassa, palaris, ramosa, caudiculis ascendentibus brevibus 1—3 cm longis, inferne (prope radicem) stipulis ferrugineo-fuscis tectis, superne stipulis albo-membranaceis et residuis petiolorum pedunculorumque anni praeteriti stramineis vestitis. Stipulae ca 20 mm longae, ovato-lanceolatae, longe et tenuiter acutatae, ad medium fere petiolo adnatae, extus glabrae, margine apiceque longe hirsutae, nervo unico apice bifido vel interdum nervis duobus percursae. Folia 10—15 cm longa, petiolis 5—7 cm longis, secus rachidem et petiolum appresse pilosa, 8—10 (12)juga, foliolis lanceolatis vel ovali-lanceolatis, apice acuminatis, 10—20 mm longis, 5—6 mm latis, supra pilis paucis sparsis, subtus densioribus appressis tectis. Pedunculi folia superantes, pilis brevibus appressis nigris et longis squarrosis albis tectis. Racemus ovoideus, laxiusculus, 2—4 cm longus, 10—20 florus. Bracteae herbaceae, anguste lanceolatae, calyce breviores vel ei aequilongae, rarius (in floribus inferioribus) eo longiores, longe pilosae. Flores breviter pedicellati; pedicellis ad 2 mm longis. Calyx tubuloso-campanulatus, 8—10 mm longus, pilis rectis appressis albis nigrisque tectus, dentibus linearibus 2—3 mm longis. Corolla pallide purpurea. Vexillum (16) 18—20 mm longum, lamina orbiculari apice sinuata ungui aequilonga. Alae oblongae, 15—17 mm longae. Carina 12—13 mm longa, rostro 0.5 mm longo. Legumina 20—25 mm longa, oblongo-ovata, in rostrum ad 5 mm longum attenuata, profunde sulcata, septo ventrali manifesto, dorsali vero haud evoluto, pilis semisquarrosis brevibus nigris et longioribus albis obsita.

Typus: ins. Sachalin, paeninsula Schmidtii, promontorium Nizkij, ad dorsum declivis herbacei lapidosi orae maritimae, 16 VII 1979, fl. et fr. imm. N. Pavlova (VLA, cum isotypis 2 — LE, MHA).

Affinitas. Ab *O. erecta* Kom. indumento omnium partium parciore, racemo laxo, calyce appresse (nec squarrose et villoso-) piloso, corolla roseola, leguminibus septo tantum ventrali praeditis (dorsali vero carentibus), caudice fuscidulo, residuis petiolorum ac pedunculorum emortuorum tenuioribus pallidis (nec brunneis vel fuscis) differt.

Distributio. Species endemica.

Species nostra ad honorem H. M. Egoroviae, florae Sachalin exploratoris, nominata est.

Растение 20—25 см выс., слабо опушенное, почти зеленое, образующее б. м. крупные дерновины. Корень нетолстый, стержневой, ветвистый. Веточки каудекса 1—3 см дл., вверх направленные, покрытые в нижней части (ближе к корню) ржаво-бурыми прилистниками, в верхней части — белоперепончатыми прилистниками и остатками черешков и цветоносов соломенного цвета. Прилистники около 20 мм дл., яйцевидно-ланцетные, длинно и тонко заостренные, почти до середины сросшиеся с черешком, на верхушке и по краю длинножестковолосистые, с одной, на конце разветвленной, реже с двумя жилками. Листья 10—15 см дл. на черешках 5—7 см дл., по оси и черешку прижато-волосистые. Листочки в числе 8—10 (12) пар, 10—20 мм дл., 5—6 мм шир., ланцетные или яйцевидно-ланцетные, на верхушке заостренные, сверху рассеянно-, снизу б. м. обильно прижато-волосистые. Цветоносы длиннее листьев, покрыты короткими прижатыми черными и длинными оттопыренными белыми волосками. Кисть яйцевидная, рыхловатая, 2—4 см дл., с 10—20 цветками. Прицветники травянистые, узколанцетные, короче или равны, реже (у нижних цветков) длиннее чашечки, опушенные длинными волосками. Цветки на цветоножках до 2 мм дл. Чашечка трубчато-колокольчатая, 8—10 мм дл., опушенная прямыми прижатыми белыми и черными волосками; зубцы линейные, 2—3 мм дл. Венчик светло-пурпуровый. Флаг (16) 18—20 мм дл., его пластинка округлая, на верхушке выемчатая, по длине равна ноготку. Крылья 15—17 мм дл., продолговатые. Лодочка 12—13 мм дл., с носиком 0.5 мм дл. Бобы 20—25 мм дл., продолговато-яйцевидные, оттянутые в носик до 5 мм дл., глубокобороздчатые, с развитой брюшной перегородкой (спинная перегородка отсутствует), опушенные полуоттопыренными короткими черными и более длинными белыми волосками.

Тип: о-в Сахалин, п-ов Шмидта, мыс Низкий, на вершине каменистого задернованного склона высокой морской террасы, 16 VII 1979, цв. и незрелые пл., Н. Павлова (VLA, 2 изотипа — LE, MHA).

Паратипы: Сахалин, п-ов Шмидта, скалы у моря, в 10 км к северу от пос. Ныврово, 22 VII 1968, Е. Егорова, А. Черняева (MHA); о-в Сахалин, п-ов Шмидта, шикшовник на вершине морской террасы близ мыса Бакланьего, 25 VII 1968, Е. Егорова, Л. Алексеева (MHA); о-в Сахалин, п-ов Шмидта, мыс Елизаветы, скалы морского берега, 16 VII 1979, Н. Павлова (VLA).

Родство. От *O. erecta* Kom. отличается слабым опушением, рыхлой кистью, прижатым (а не оттопыренно-мохнатым) опушением чашечки, бобами только с брюшной перегородкой (спинная перегородка неразвита), слабо выраженной красно-бурой окраской каудекса и более тонкими, светло-желтыми (а не красно-коричневыми) остатками отмерших черешков и цветоносов на веточках каудекса.

Распространение. Эндемик Сахалина.

Вид назван в честь исследователя флоры Сахалина Е. М. Егоровой.

Описанный выше вид известен пока только с п-ова Шмидта, но мы предполагаем, что он также встречается в Восточно-Сахалинских горах и идентичен *O. kawasimaensis* Sugaw. Последний был описан на японском языке S. Sugawara (1939) с горы Кавасима (ныне гора Безбожная) и вошел во все флористические сводки СДВ, а также в последний свод «Сосудистые растения СССР», составленный С. К. Черепановым (1981). Мы не видели оригинальных материалов *O. kawasimaensis* (место их хранения неизвестно), но, судя по краткому описанию и рисунку (общий вид и детали), это растение сходно с нашим. К сожалению, *O. kawasimaensis* не был обнародован в соответствии с правилами Международного кодекса (нет латинского описания), поэтому его следует считать недействительным. Крайне необходимы сборы остролодочника с горы Безбожная для установления его видовой принадлежности.

Oxytropis calcareorum N. S. Pavlova sp. nov. (sect. Orobia Bunge). — Planta acaulis, 20—25 cm alta, pilis sericeis appressis albis tecta, plus minusve compacte caespitosa. Radix palaris, sat crassa. Caudiculi plus minusve compacti, breves, 1—3 cm longi, incrassati, stipulis emortuis terricoloribus et petiolorum pedunculorumque residuis rigidis tecti. Stipulae tenues, albo-membranaceae, 1.5—2 cm longae, ovato-lanceolatae, attenuato-acuminatae, prope basin petiolo adnatae, pilis longis appressis copiosis nervos tenues flexuosos celantibus tectae. Folia 10—20 cm longa, longe petiolata, secus rachidem ac petiolum squarrose molliter pilosa, 9—11juga, foliolis lanceolatis basi rotundatis apice acuminatis, 10—20 mm longis, 4—6 mm latis, utrinque ob pilos albos arcte appressos sericeis. Pedunculi foliis aequilongi vel eis sublongiores, squarrose albo-pilosi. Racemus oblongo-ovoideus, multiflorus (ad decemflorum), ca 3 cm longus, fructifer ad 6 cm longus. Bracteae herbaceae, lanceolatae, 10—15 mm longae, 3—4 mm latae, calyci aequilongae vel eo subbreviores, squarrose molliter pilosae. Pedicelli 1—3 mm longi. Calyx tubulosus, 9—10 mm longus, ob pilos breves nigros et longos squarrosos albos griseolus, dentibus lineari-oblongis, 2—3 mm longis. Corolla lilacina. Vexillum 17—19 mm longum, ovali-oblongum, apice subsinuatum. Alae 14—16 mm longae. Carina 13—15 mm longa, rostro ca 1 mm longo. Legumina subsessilia, ascendentia, 1.5—2 (2.5) cm longa, 7 mm lata, oblongo-ovata, rostro reflexo ad 5 mm longo, profunde sulcata, septo dorsali angusto, ventrali vero latiore, pilis brevibus nigris et longis albis paucioribus tecta.

Typus: ins. Sachalin, distr. Smirnych, in saxosa silvaticis in monte prope pag. Pogranicznyi, 4 VII 1966, fr. imm., H. Egorova, A. Czernjaeva, N 3387 (VLA, cum isotypi — MHA).

Affinitas. Ab *O. ruthenica* Vass. cui affinis est, foliolis minoribus paucioribus, racemo non tam denso ac multifloro, floribus minoribus, calyce minore appresse piloso, caespitibus minoribus distinguitur. Ab *O. todomoshiriensi* Miyabe et Miyake indumento alieno necnon floribus minoribus differt.

Distributio. Species endemica.

Растение бесстебельное, 20—25 см выс., шелковисто прижато-беловолосистое, б. м. плотнодерновинное. Корень стержневой, довольно толстый. Веточки каудекса расположены б. м. плотно, 1—3 см дл., покрыты отмершими, землисто-серого цвета прилистниками и грубыми остатками черешков и цветоносов. Прилистники 1.5—2 см дл., тонкие, белоперепончатые, яйцевидно-ланцетные, на верхушке оттянуто заостренные, у основания сросшиеся с черешком, обильно покрыты длинными прижатыми волосками, скрывающими тонкие извилистые жилки. Листья 10—20 см дл., с 9—11 парами листочков, на длинных черешках, по оси и черешку оттопыренно мягковолосистые. Листочки 10—20 мм дл., 4—6 мм шир., ланцетные, на верхушке заостренные, в основании округлые, с обеих сторон бело шелковисто-волосистые. Цветоносы равны или немного превышают листья, оттопыренно беловолосистые. Кисть до 3 см дл., продолговато-яйцевидная, многоцветковая (до 10 цветков), при плодах удлиняющаяся до 6 см. Прицветники 10—15 мм дл., 3—4 мм шир., травянистые, ланцетные, равны или короче чашечки, оттопыренно мягковолосистые. Цветки на цветоножках 1—3 мм дл. Чашечка трубчатая, 9—10 мм дл., сероватая от смешанных коротких черных и длинных оттопыренных белых волосков; зубцы 2—3 мм дл., линейно-продолговатые. Венчик лиловый. Флаг 17—19 мм дл., овально-продолговатый, на верхушке слегка выемчатый. Крылья 14—16 мм дл. Лодочка 13—15 мм дл., с носиком около 1 мм дл. Бобы почти сидячие, вверх направленные, 1.5—2 (2.5) см дл., 7 мм шир., продолговато-яйцевидные, с отогнутым, до 5 мм дл. носиком, с глубокой узкой спинной и более широкой брюшной перегородками, опушенные короткими черными и (менее обильными) длинными белыми волосками.

Тип: о-в Сахалин, Смирныховский р-н, лесные скалы на сопке близ пос. Пограничного, 4 VII 1966, цв. и незрелые пл., Е. Егорова, А. Черняева, № 3387 (VLA, изотип — MHA).

Паратип: о-в Сахалин, пос. Пограничный, гора Пограничная, известняковые скалы у верхней границы каменноберезового леса, 20 VII 1978, пл., Н. Павлова, В. Петров (VLA, LE).

Родство. От *O. ruthenica* Vass. отличается меньшим числом более мелких листочков, не столь густой и многоцветковой кистью, более мелкими цветками, прижато опушенной и более мелкой чашечкой, менее крупными дернинками. От *O. todomoshiriensis* Miyabe et Miyake отличается прижатым (а не оттопыренным) опушением растения, меньшими размерами цветков.

Распространение. Эндемик Сахалина.

Описанное выше растение, по-видимому, идентично *O. rukutamensis* Sugaw. Последний был описан с верховьев р. Рукутама (Сахалин, Поронайский р-н) на японском языке (Sugawara, 1939), но также, как *O. kawasimaensis*, не был официально обнародован. Аутентичных материалов *O. rukutamensis* мы не видели, и сборы его из этого района отсутствуют в Гербариях СССР, но, судя по рисунку и описанию в работах Sugawara (1939, 1940), он не отличается от описанного нами вида. Для полной достоверности необходимы сборы с верховьев р. Рукутама.

O. austrosachalinensis Vass. 1948, Фл. СССР, 13 : 75 (descr. ross.) (sect. *Orobia* Bunge). — *O. megalantha* auct. non Boissieu: Sugawara, 1940, Ill. Fl. Saghal. 3 : 1215; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 278; Черепанов, 1981, Сосуд. раст. СССР : 240. — Planta 6—10 (15) cm alta, puberula, viridis, plus minusve compacte caespitosa. Radix crassa, longe palaris. Caudiculi 1—3 cm longi, plus minusve arcte approximati, atro-grisei vel brunnescentes, stipulis emortuis et residuis petiolorum anni praeteriti arcte adhaerentibus rigidis numerosis tecti. Stipulae 10—15 mm longae, lanceolatae, longe acuminatae, albo-membranaceae, basi rufulae, ad medium et supra petiolo adnatae, nervo unico interdum superne ramoso, extus glabrae vel secus nervum sparse pilosae, margine longe ciliatae. Folia 5—10 cm longa, petiolis firmis 2—4 cm longis, secus rachidem et petiolum appresse pilosa, 9—12juga, foliolis approximatis ovato-oblongis breviter acuminatis 7—13 mm longis, 3—5 mm latis, supra glabris, subtus sparse apresse pilosis, margine involutis. Pedunculi firmi recti, folia haud superantes, squarrose albo-pilosi. Inflorescentia capitata, 2.5—3 cm longa, plus minusve compacta, 8—12flora. Flores pedicellati, pedicellis 1—2 mm longis dense pilosis. Bracteae herbaceae, late lanceolatae, ad 10 mm longae, 4 mm latae, calycis tubo breviores vel ei aequilongae, rarius calyci toti aequilongae, pilis squarrosis albis vel nigris paucis immixtis tectae. Calyx tubuloso-campanulatus, subinflatus, 9—11 mm longus, intense violaceus, pilis squarrosis longis mollibus albis (interdum brevibus nigris paucis immixtis) tectus, dentibus lineari-lanceolatis (1) 1.5—2 (2.5) mm longis. Corolla purpurea. Vexillum 18—20 (22) mm longum, lamina late oblongo-ovali vel subrotunda apice integra vel subsinuata, ungui subaequilonga. Alae 15—17 mm longae. Carina 13—15 mm longa, rostro ca 1 mm longo. Legumina ovato-oblonga, 15—17 mm longa, 6—7 mm lata, rostro tenui ad 3 mm longo, profunde sulcata, septo ventrali lato (dorsali haud evoluto), pilis brevibus nigris et longioribus albis paucioribus tecta.

Typus: regio Sachalin, distr. Makarov, statio viae ferreae Zaozernoje, mons Karakulczan, 817 m s. m., in saxis ad summitatem jugi denudatis, 10 VII 1978, fl. et fr. immatura, N. Pavlova, V. Petrov, V. Schapovalov (VLA, cum duobus isotypis — LE, MHA).

Affinitas. Ab *O. megalantha* Boissieu foliolis paucioribus, stipulis pro parte connatis (nec liberis), pedunculis brevibus folia non superantibus, racemo capitato (nec elongato), calycis dentibus tubo quadruplo (nec duplo) brevioribus differt. Ab *O. vassilczenkoi* Jurtz. foliis parce pilosis, floribus leguminibusque majoribus, bracteis latis, pedunculis brevibus distinguitur. Ab *O. charkaeviczii* Vyschin foliolis latis, floribus majoribus, bracteis latis, caudicis structura (petiolis emortuis rigidis crassis, caudiculis stipulis emortuis tectis haud glabratis, nec petiolis emortuis tenuibus filiformibus, caudiculis inferne glabris transverse rugosis) distat.

Distributio. Species endemica.

Растение 6—10 (15) см выс., зеленое, слабо опушенное, образующее довольно плотные дерновинки. Корень длинностержневой, толстый. Веточки каудекса 1—3 см дл., б. м. тесно сближенные, покрытые темно-серыми или коричневатыми отмершими прилистниками и многочисленными, плотно прижатыми к веточкам, грубыми остатками прошлогодних черешков. Прилистники 10—15 мм дл., ланцетные, к верхушке длинно заостренные, белоперепончатые, в основании рыжеватые, сросшиеся с черешком до половины и выше, с одной иногда вверху ветвящейся жилкой, голые или по жилкам с редкими волосками, по краю длиннореснитчатые. Листья 5—10 см дл., на крепких, 2—4 см дл. черешках, по оси и черешку прижато опушенные. Листочки в числе 9—12 сближенных пар, 7—13 мм дл., 3—5 мм шир., яйцевидно-продолговатые, коротко заостренные, сверху голые, снизу рассеянно прижато-волосистые, по краю завернутые. Цветоносы прямые, крепкие, оттопыренно-беловолосистые, не превышают листья. Соцветие б. м. плотное, головчатое, 2.5—3 см дл., о 8—12 цветках. Прицветники до 10 мм дл., 4 мм шир., травянистые, широколанцетные, короче или равны трубке чашечки, реже равны всей чашечке, оттопыренно-беловолосистые или с небольшой примесью черных волосков. Цветки на коротких (до 2 мм дл.) густоволосистых цветоножках. Чашечка трубчато-колокольчатая, слегка вздутая, 9—11 мм дл., интенсивно фиолетово окрашенная, опушена оттопыренными длинными белыми волосками (иногда с небольшой примесью коротких черных волосков); зубцы (1) 1.5—2 (2.5) мм дл. Венчик пурпуровый. Флаг 18—20 (22) мм дл.; его пластинка продолговато-широкоовальная или почти круглая, на верхушке цельная или с небольшой выемкой, почти равна ноготку. Крылья 15—17 мм дл. Лодочка 13—15 мм дл., с носиком около 1 мм дл. Бобы яйцевидно-продолговатые, 15—17 мм дл., 6—7 мм шир., с тонким носиком до 3 мм дл., глубокобороздчатые, с широкой брюшной перегородкой (спинная перегородка неразвита), густо опушенные короткими черными и менее многочисленными длинными белыми волосками.

Тип: Сахалинская обл., Макаровский р-н, ж.-д. ст. Заозерное, гора Каракульчан, выс. 817 м над ур. м., выходы скал на вершине, 10 VII 1978, цв. и незрелые пл., Н. Павлова, В. Петров, В. Шаповалов (VLA, с 2 изотипами — LE, MHA).

Паратипы: Сахалинская обл., ст. Заозерное, вершина горы, 817 м над ур. м., 24 VII 1966, пл., Н. Павлова, Ю. Панков; там же, 7 VI 1978, Н. Павлова (VLA).

Родство. От *O. megalantha* Boissieu отличается меньшим числом пар листочков, частично сросшимися (а не свободными) прилистниками, цветоносами, не превышающими листья, головчатой (а не удлиненной) кистью, зубцами в 4 (а не в 2) раза короче трубки чашечки. От *O. vassilczenkoi* Jurtz. отличается слабо опушенными листьями, более крупными цветками и бобами, широкими прицветниками, короткими цветоносами. От *O. charkeviczii* Vyschin отличается широкими листочками, более крупными цветками, широкими прицветниками, строением каудекса (у *O. austrosachalinensis* старые черешки грубые, толстые, веточки каудекса покрыты отмершими прилистниками, не оголяющиеся, тогда как у *O. charkeviczii* отмершие черешки тонкие, нитевидные, веточки каудекса в нижней части голые, поперечно-морщинистые).

Распространение. Эндемик Сахалина.

O. austrosachalinensis был описан И. Т. Васильченко во «Флоре СССР» (1948) на русском языке и без указания типового образца по растению, приведенному в работе Sugawara (1940) под названием *O. megalantha* Boissieu, которое, по его мнению, отличалось от вида, описанного H. Boissieu (1898). Sugawara цитирует при *O. megalantha* несколько гербарных экземпляров: № 7406, 13 VII 1932, цв.; № 7410, 21 VII 1931, пл.; № 7407; все собраны с гор Касипо.[1] В СССР эти образцы отсутствуют, место их хранения нам неизвестно. Васильченко не располагал гербарным материалом при описании нового вида, вероятно, это и явилось причиной того, что *O. austrosachalinensis* не был официально обнародован и попал в синонимы *O. megalantha* (Ворошилов, 1966). Нами установлено, что остролодочник, собранный с горы Каракульчан близ ж.-д. ст. Заозерное, есть не что иное, как *O. austrosachalinensis*, а место сбора является «locus classicus» последнего. В Гербарии Биолого-почвенного института ДВО АН СССР обнаружено несколько гербарных листов с этикетками на японском языке, определенных как *O. megalantha* Boissieu var. *alpina* Tatewaki, а фактически относящиеся к *O. austrosachalinensis*: № 3769 (гербарий Удзимото Кимото) Касипо (пос. Заозерное, Макаровский р-н), Южная гора, 29 VIII 1940, У. Кимото; № 3770 (гербарий Сахалинской центральной опытной станции — ГСЦОС) Касипо, Внутренняя гора, 13 VII 1932, Г. Такэ, Абумия, Ё. Хосино; № 3771 (ГСЦОС) хр. Касипо, 5 VIII 1932, Т. Такэ, Д. Абумия, Ё. Хосино; № 3772 (ГСЦОС) Касипо, Западная гора, 31 VII 1932, Г. Такэ, Д. Абумия, Ё. Хосино; № 3773, Касипо, Каменистая гора, 2 VII 1932.

Astragalus austrosachalinensis N. S. Pavlova sp. nov. (sect. Hemiphaca Bunge). — *A. sachalinensis* Bunge var. *pubescens* N. S. Pavlova, 1979, Комаровские чтения (Владивосток) 27 : 26, non *A. pubescens* Schrank, 1792, Prim. Fl. Salisburg. : 2. — Planta 20—35 cm alta, ob pubescentiam (vegetatione ineunte praecipue) griseola, residuis caulium anni praecedentis numerosis basi praedita. Radix palaris firma. Caules numerosi (plus quam 10), ascendentes vel prostrati, crassiusculi, superne ramosi, alte foliosi, inferne glabri vel subglabri, superne sparse albo-et nigro-pilosi. Stipulae 3—7 mm longae, ovali-lanceolatae, liberae, inferiores inter se et cum petiolo basi connatae, glabrae vel sparse pilosae. Folia 5—7 cm longa, 6—8 juga, secus rachidem ac petiolum pilis flexuosis albis tecta, foliolis 8—15 mm longis, 4—6 mm latis, oblongo-ovalibus, apice rotundatis vel subsinuatis, supra viridibus sparse pilosis, subtus griseolis, pilis crispulis albis copiosis vestitis. Pedunculi foliis duplo longiores, nigro- et albo-pilosi. Racemus ovoideus, plus minusve laxus (8—13 florus), 2—3 cm longus, dein subelongatus. Bracteae paleaceae, 2—3 mm longae. Flores nutantes, 12—14 mm longi, pedicellis brevibus ca 1 mm longis nigro-pilosis. Calyx 4.5—5 mm longus, campanulatus, pilis minutis flexuosis nigris (interdum albis paucis immixtis) tectus, dentibus lanceolato-triangularibus 1—1.2 mm longis. Corolla pallide lilacina. Vexillum 12—14 mm longum, 5 mm latum, oblongo-ovatum, apice profunde sinuatum, ungue lamina duplo breviore. Alae 10—11 mm longae. Carina 9—10 mm longa. Legumina sessilia vel stipitata (stipite ad 1 mm longo), nutantia, 11—14 mm longa, 5—7 mm lata, rostro tenui recto ad 2 mm longo, acuminato-ovata vel oblongo-elliptica, canaliculata, subinflata, lateraliter subcompressa (sectione trigona), pilis brevibus nigris sparse tecta, facile decidua.

---

[1] Касипо — японское название ж.-д. ст. Заозерное в Макаровском р-не Сахалинской обл. и системы гор, расположенных близ нее.

Typus: regio Sachalin, insula Moneron (mare Japonicum), ad oram orientalem, in saxis, 30 VI 1974, fl. K. Stepanova (VLA, unacum uno isotypo).

Affinitas. Ab *A. sachalinensi* Bunge indumento copioso, caulibus prostratis crassioribus, corolla coerulescente, calyce nigro-piloso, leguminibus majoribus pilosis et chromosomatum numero 2n=32 (nec 2n=16) differt.

Distributio. Species endemica.

Растение 20—35 см выс., сероватое от опушения (особенно в начале вегетации), в основании с многочисленными остатками прошлогодних стеблей. Корень стержневой, б. м. толстый. Стебли многочисленные (больше 10), приподнимающиеся или распростертые, толстоватые, вверху ветвящиеся, высоко облиственные, в верхней части негусто бело и черно прижато-волосистые, в основании голые или почти голые. Прилистники 3—7 мм дл., овально-ланцетные, верхние свободные, нижние — сросшиеся в основании между собой и с черешком, голые или с редкими волосками. Листья 5—7 см дл., с 6—8 парами листочков, по оси и черешку с извилистыми белыми волосками. Листочки 8—15 мм дл., 4—6 мм шир., продолговато-овальные, на верхушке округлые или слегка выемчатые, сверху зеленые, почти голые, снизу сероватые от обильных, несколько курчавых, белых волосков. Цветоносы по длине вдвое превышают листья, черно и беловолосистые. Кисть 2—3 см дл., яйцевидная, б. м. рыхлая (с 8—13 цветками), позднее немного удлиняющаяся. Прицветники 2—3 мм дл., пленчатые. Цветки поникающие, 12—14 мм дл., на коротких, до 1 мм дл., черноволосистых цветоножках. Чашечка 4.5—5 мм дл., колокольчатая, опушенная мелкими, извилистыми, черными волосками (с небольшой примесью белых волосков); зубцы треугольно-ланцетные, 1—1.2 мм дл., бледно-лиловые. Флаг 12—14 мм дл., 5 мм шир., продолговато-яйцевидный, на верхушке глубоко выемчатый, в 2 раза длиннее ноготка. Крылья 10—11 мм дл. Лодочка 9—10 мм дл. Бобы сидячие или на ножке около 1 мм дл., поникающие, 11—14 мм дл., 5—7 мм шир., с тонким прямым носиком до 2 мм дл., яйцевидно-заостренные или продолговато-эллиптические, немного вздутые, бороздчатые, с боков несколько сдавленные (в сечении трехгранные), рыхло опушенные короткими черными волосками, рано опадающие.

Тип: Сахалинская обл., о-в Монерон (в Японском море), восточное побережье острова, скалы, 30 VI 1974, цв., К. Степанова (VLA, с 1 изотипом).

Паратипы: Сахалинская обл., о-в Монерон, на восточном побережье (близ ковша), на приморских скалах, 1 VIII 1966, цв., пл., Н. Павлова; о-в Монерон, бухта Южная, в распадке у основания сопки, 30 VII 1966, Н. Павлова; о-в Монерон, 7 VII 1949, М. Попов; там же, 1973, Нечаев; там же, 28 VI 1974, К. Степанова (все образцы — VLA).

Родство. От *O. sachalinensis* Bunge отличается обильным опушением растения, более толстыми стеблями, синеватой окраской венчика, густо черноволосистой чашечкой, более крупными, опушенными бобами и числом хромосом 2n=32 (у *A. sachalinensis* 2n=16).

A. austrosachalinensis незаслуженно первоначально был описан Павловой (1979) как разновидность *A. sachalinensis*. Комплекс морфологических отличий его от *A. sachalinensis*, иное число хромосом, изолированный ареал (пока известен только с о-ва Монерон), а также экологические особенности (растет на скалах и каменистых склонах морских, а не речных берегов, как в случае *A. sachalinensis*) подтверждают его самостоятельность.

Hedysarum latibracteatum N. S. Pavlova sp. nov. (sect. Gamotion Basiner). — Planta perennis, (15) 20—30 cm alta, caespitulos plus minusve magnos formans. Radix palaris, in solum immersa. Caules ad 10, interdum plures, plus minusve tenues, ascendentes, internodiis 2—4, glabri vel in nodis haud dense pilosi, ad collum radicale residuis caulium annorum praecedentium numerosis rubro-fuscis intermixti. Stipulae fere ad apicem connatae, apice obtusae vel breviter acuminatae, rufulo-brunneae, nervis atro-brunneis numerosis bene conspicuis percursae, glabrae vel margine basique sparse pilosae. Folia 4—7 cm longa, foliolis 6—8 jugis, breviter petiolata, secus axin et petiolum glabra. Foliola 10—15 mm longa, 5—8 mm lata, ovato-elliptica vel elliptica, apice obtusa vel subsinuata, aculeolo brevi terminata, supra glabra, subtus glabra vel margine et secus nervum principalem pilosa. Pedunculi unacum racemo ad 12 cm longi, foliis aequilongi vel ea vix superantes, glabri vel sparse pilosi. Racemus 3—5 cm longus, 3 cm latus, plus minusve compactus, 10—20 florus. Bracteae 7—10 mm longae, 2—3 mm latae, calyci aequilongae vel eo longiores (alabastrum totum superantes), membranaceae, rufulae vel roseolo-violaceae, oblongo-ellipticae vel ovali-lanceolatae, extus glabrae, margine sparse pilosae, nervis 5—10 percursae. Bracteolae 5—6 mm longae, 1 mm latae, tubo calycino vel calyce toto longiores, lineari-lanceolatae. Flores 14—19 mm longi, intense violacei. Pedicelli 2—3 mm longi, pilosi. Calyx 5—6 mm longus, pilosiusculus (margine dentium praecipue), inaequidentatus, dentibus superioribus triangulari-lanceolatis, 1.5—2 mm longis, tubo brevioribus, inferioribus lanceolatis, ad 2.5 mm longis, tubo subaequilongis. Carina 17—19 mm longa, alas ad 1—2 mm et vexillum ad 2—3 mm superans. Alae 15—17 mm longae. Vexillum 14—16 mm longum. Omnes corollae partes anthesis initio subaequilongae. Ovarium glabrum. Legumina uni-triarticulata, saepius uniarticulata, articulis 10—15 mm longis, 6—8 mm latis, ovato-oblongis, glabra, nervis tenuibus reticulatis percursa, margine anguste alata.

Typus: prov. Chabarovsk, distr. Nanajensis, mons Tardoki-Yani (systema fl. Anjuj), regio subalpina, in tundra lichenosa, 20—30 VII 1983, fl., S. Charkevicz, T. Bucz, A. Vrischcz, I. Vyschin (VLA, cum isotypus 2).

Affinitas. Species *H. hedysaroidi* subsp. *tschuktschorum* Jurtz. maxime affinis, a quo rhizomatibus subterraneis repentibus tenuibus nullis, caulibus glabris tenuibus numerosioribus, stipulis apice breviter acuminatis vel subobtusis, bracteis latis oblongo-ellipticis nervis 5—10 percursis (nec lineari-lanceolatis uninervibus) necnon legumine plerumque articulo uno magno praedito (nec tri-quadriarticulato) differt. Habitu species nostra H. branthii Trautv. et Mey. in mentem revocat, sed articulis leguminis glabris, tenuiter reticulatis (nec minute pilosis, nervis prominentibus percursis), bracteis bracteolisque latis, nervis aliquot percursis, racemis brevioribus compactis, floribus subminoribus et stipulis glabris differt.

Distributio. In altimontanis Sichote-Alinj Medii et Borealis (1500—1700 m s. m.).

Многолетник (15) 20—30 см выс., образующий б. м. крупные дернинки. Корень крупный, стержневой, углубляющийся в почву. Стебли в числе до 10, иногда больше, б. м. тонкие, приподнимающиеся, с 2—4 междоузлиями, голые или в узлах негустоволосистые. У корневой шейки обычно с многочисленными остатками прошлогодних стеблей красно-бурого цвета. Прилистники сросшиеся почти доверху, на концах тупые или коротко заостренные, рыжевато-коричневые, с хорошо заметными, многочисленными, темно окрашенными жилками, голые или в основании и по краю с редкими волосками. Листья 4—7 см дл., с 6—8 парами листочков, на коротких черешках, по оси и черешку голые. Листочки 10—15 мм дл., 5—8 мм шир., яйцевидно-эллиптические, на верхушке тупые или слегка выемчатые, с коротким шипиком, сверху голые, снизу по краю и по главной жилке волосистые, либо совершенно голые. Цветоносы (вместе с кистью) до 12 см дл., равны или немного длиннее листьев, голые или с ред-

кими волосками. Кисть 3—5 см дл., 3 см шир., б. м. плотная, с 10—20 цветками. Прицветники 7—10 мм дл., 2—3 мм шир., равны или длиннее чашечки (в фазе бутонизации — превышают весь цветок), перепончатые, рыжеватые или розовато-фиолетовые, продолговато-эллиптические или овально-ланцетные, снаружи голые, по краю с редкими волосками, с 5—10 жилками. Прицветнички 5—6 мм дл., 1 мм шир., длиннее трубки чашечки или всей чашечки, линейно-ланцетные. Цветки 14—19 мм дл., интенсивно-фиолетовые. Цветоножки 2—3 мм дл., опушенные. Чашечка 5—6 мм дл., слабоволосистая, гл. обр. по краю зубцов, неравнозубчатая; верхние зубцы треугольно-ланцетные, 1.5—2 мм дл., короче трубки, нижние — ланцетные, до 2.5 мм дл., почти равны трубке. Флаг 14—16 мм дл. Лодочка 17—19 мм дл. Крылья 15—17 мм дл. В начале цветения флаг, крылья и лодочка почти одной длины. Завязь голая. Бобы 1—3-членные, чаще 1-членные; членики 10—15 мм дл., 6—8 мм шир., яйцевидно-продолговатые, голые, с тонким сетчатым жилкованием, с узким крылом по краю.

Тип: Хабаровский край, Нанайский р-н, гора Тардоки-Яни (бас. р. Анюй), подгольцовый пояс, лишайниковая тундра, 20—30 VII 1983, цв., С. Харкевич, Т. Буч, А. Врищ, И. Вышин (VLA, с 2 изотипами).

Паратипы:[2] Хабаровский край, бас. р. Анюй, горный массив Тардоки-Яни, в истоках правой Бомболи, образующая стену карра, выс. 2050 м над ур. м., горная лишайниковая тундра с небольшим количеством высших растений и мхов, 25 VIII 1956, цв. и пл., В. Розенберг, Е. Калиниченко; Хабаровский край, Тугуро-Чумиканский р-н, хр. Альский, 5 VII 1969, бут.; Приморский край, Тернейский р-н, водораздел Пакту-Каданау (бас. р. Самарга)—р. Анюй (бас. Анюй) (бас. р. Амур), гора Плато, южный отрог, 1700—1650 м над ур. м., горная лишайниково-кустарничковая тундра, часто, 22 VII 1982, цв., И. Вышин, А. Врищ; Приморский край, Тернейский р-н, водораздел р. Опасная (бас. р. Самарга)—р. Ботчи и р. Бо-Джауса (бас. р. Коппи), подгольцовый пояс, 1586 м над ур. м., 5—20 VIII 1982; Приморский край, Тернейский р-н, водораздел р. Левой Чуи-Кабули (бас. р. Хор)—руч. Высокогорный (бас. р. Самарга), горная лишайниково-кустарничковая тундра, 12 VIII 1982, пл., И. Вышин, А. Врищ; Хабаровский край, водораздел рек Анюй и Джаур, гора Голая (1737 м), подгольцовый пояс, горная лишайниково-кустарничковая тундра, 6—13 VIII 1983, пл., И. Вышин, А. Врищ; Хабаровский край, бас. р. Тумнин, хр. Большой Ян, гора Командная (1628 м), подгольцовый пояс, лишайниково-кустарничковая тундра, 25—31 VIII 1983, пл., И. Вышин, А. Врищ.

Родство. Наиболее близок к *H. hedysaroides* Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz., от которого отличается отсутствием тонких ползучих подземных корневищ, многочисленными, более тонкими, голыми стеблями, прилистниками с короткими почти тупыми или коротко заостренными (а не длинными и тонко заостренными) несросшимися концами, широкими, продолговато-эллиптическими, с несколькими жилками (а не линейно-ланцетными, с одной жилкой) прицветниками, а также бобами обычно с 1 крупным члеником (а не с 3—4, как у *H. hedysaroides*). Габитуально напоминает *H. branthii* Trautv. et Mey., но членики бобов голые, тонкосетчатые (а не мелковолосистые, с выступающими жилками), прицветники и прицветнички более широкие, с несколькими жилками, кисти более короткие, компактные, цветки немного мельче, прилистники голые.

Распространение. Высокогорья Среднего и Северного Сихотэ-Алиня (обычно на выс. 1500—1700 м над ур. м.).

Большинство вышеуказанных сборов были определены в гербарии как *H. branthii*, что создавало неверное представление о вариабельности последнего по характеру опушения бобов. В действительности на Сихотэ-Алине произрастает 2 разных вида, которые хорошо различаются, как уже отмечено, комплексом морфологических признаков, расположением в горах на разных гипсометрических уровнях и замещающимися ареалами.

---

[2] Все паратипы — VLA.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. Род Остролодочник — *Oxytropis* DC. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 13. С. 1—229. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 477 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Boissieu H. de.* Les Légumineuses du Japan d'apres les collections de M l'Abbé Faurie // Bul. Herb. Boiss. 1898. Vol. 6. P. 660—680. — *Sugawara S.* Flora of east and north mountain-range, in South Saghalien // Rep. Saghal. Government Museum. 1939. Vol. 3, N 3. P. 53—54, 126—128. — *Sugawara S.* Illustrated flora of Saghalien. 1940. Vol. 3. P. 971—1438.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 4 III 1988.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (479)—669.24

И. В. Соколова

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ВИДЫ РОДА *CERASTIUM* (*CARYOPHYLLACEAE*) С КАВКАЗА

I. V. SOKOLOVA. THE NEW FOR THE FLORA OF THE USSR SPECIES OF THE GENUS *CERASTIUM* (*CARYOPHYLLACEAE*) FROM THE CAUCASUS

Приводятся сведения о находках трех новых для флоры СССР видов рода *Cerastium* с Кавказа: *C. araraticum*, *C. gnaphalodes*, *C. saccardoanum*.

В Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Московского государственного университета (MW), Института ботаники АН ГССР (TBI), Института ботаники АН АрмССР (ERE) нами обнаружены сборы новых для флоры СССР видов рода *Cerastium* L.

C. araraticum Rupr. 1869, Fl. Cauc. I : 234; Cullen, 1967, Fl. Turkey, 2 : 79, p. p.; Харадзе, 1978, Фл. Груз., изд. 2, 4 : 53, p. p. — *C. szowitsii* auct. non Boiss.: Шишкин, 1936, Фл. СССР, 6 : 465, p. p.

Армения. Район оз. Севан: Distr. Nor-Bajazet: Kejty-Janych, in monte Gezeldara, 30 VII 1923, Grossheim, Zedelmejer (LE), prope Nor-Bajazet, in fauc. Gri-zör, 16 VIII 1928, Schelkovnikov, Kara-Murza (LE, ERE), in monte Dzhantapa, 10 VII 1929, Zedelmejer, Hejdemann (TBI), in monte Utsh-tapalar, 12 VII 1929, Zedelmejer, Hejdemann (TBI), prope pag. Janych, 26 VII 1929, Zedelmejer, Hejdemann (TBI), in monte Ach-dagh major, 16 VIII 1929, Zedelmejer, Hejdemann (LE, TBI), in monte Shish-tapa, 29 VIII 1929, Zedelmejer, Hejdemann (LE), in monte Kara-Bakir, 31 VIII 1929, Zedelmejer, Hejdemann (TBI); Гокчинский хребет, гора Гюзал-Дара, 27 VIII 1929, Смирнов (MW); Гегамские горы, оз. Акна-Лич, 30 VIII 1963, Мулкиджанян (LE, ERE). Склоны горы Арагац: Supra pagum Kasnafar, 30 VII 1931, Tamashian, Maleev (LE); Алагез, колхоз Такярлу, 25 VII 1932, Е. и Н. Буш (LE); берег оз. Сев-Лич, 21 VII 1947, Денисова (LE); Арагац, южный склон, 1 IX 1973, Восканян (ERE).

Общее распространение: восточная Турция.

Б. К. Шишкин (1936, цит. соч.) и J. Cullen (1967, l. c.) объединяли *C. araraticum* в один вид с *C. szowitsii* Boiss. под первым или вторым названием. Это, однако, самостоятельные виды, различающиеся рядом морфологических признаков. Так, листья *C. araraticum* по форме от ланцетовидных до почти линейных, 1.5—2.5 (3.5) мм шир., как правило, с несильным опушением; семена светло-бурые, 1.0—1.1 мм дл., округлобугорчатые. У *C. szowitsii* листья ланцетовидные, (1.5) 2.5—4.5 (5.0) мм шир., с белым шерстистым опушением, особенно заметным на молодых листьях; семена бурые, 1.3—1.6 мм дл., с бугорками конической формы.

А. Л. Харадзе (1978, цит. соч.) справедливо отмечает видовую самостоятельность *C. araraticum* и *C. szowitsii*, но ошибочно приводит *C. araraticum* для территории Грузии. Цитируемые ею экземпляры в действительности относятся к виду *C. argenteum* Bieb.

C. gnaphalodes Fenzl, 1842, Pugillus Pl. Syr. Taur. I: 11.

Армения, район оз. Севан: Distr. Nor-Bajazet, prope pag. Ogrudzha, 27 VII 1928, Zedelmejer, Hejdemann (LE, TBI, ERE).

Общее распространение: Турция.

Материал из Армении относится к подвиду *C. gnaphalodes* subsp. *album* Buschmann, 1938, Feddes Repert. 43 : 130.

C. saccardoanum Diratzouyan, 1912, in Béguinot et Diratzouyan, Contrib. Fl. Armenia : 42; Cullen, 1967, Fl. Turkey, 2 : 81.

Нахичеванская АССР: с. Азнабюрт, 2 VI 1960, Галстян (ERE).

Общее распространение: центральная Турция.

Вид близок к *C. dichotomum* L., *C. inflatum* Gren., *C. longifolium* Willd., но хорошо отличается коробочками, в зрелом состоянии не превышающими чашечку.

**Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.**

Получено 28 XII 1988.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 (47+57)

СТАРЕЙШИЙ ГЕОБОТАНИК СОВЕТСКОГО СОЮЗА

A. I. UTKIN, B. A. YURTSEV. THE OLDEST GEOBOTANIST OF THE USSR

29 октября 1988 г. исполнился 91 год со дня рождения и почти 70-летие научной и трудовой деятельности Людмилы Николаевны Тюлиной — нашего видного геоботаника и ботанико-географа, известного исследователя растительности многих районов нашей страны и более всего Восточной Сибири, неутомимой и бесстрашной путешественницы, которой по суше и воде пройдены тысячи километров пеших, вьючных, лодочных (на веслах и бечевой) маршрутов.

Советские ботаники отметили 90-летний юбилей Людмилы Николаевны, но как бы в полуофициальной обстановке. Публикацией настоящего сообщения хотелось бы придать и некоторую официальность прошедшему чествованию. Тем более, что многолетний, плодотворный вклад юбиляра в науку ранее почти не освещался в литературе, если не считать беглого очерка об исследованиях Л. Н. в бассейне оз. Байкал [1] и фрагментарной информации в книге Г. И. Галазия и В. Н. Моложникова «История ботанических исследований на Байкале» (Новосибирск: Наука, 1982. 153 с.). Лишь недавно (Лесоведение. 1988. № 3. С. 76—77) научные заслуги Л. Н. рассмотрены более объемно.

Л. Н. Тюлина — потомственная ленинградка. В Ленинграде она училась и работала многие годы. Беззаветно привязанная к родному городу, Л. Н., как правило, возвращалась сюда на зиму для обработки собранных материалов, определения новых гербарных коллекций.

В период 1916—1923 гг. Л. Н. обучалась на Стебутовских высших женских сельскохозяйственных курсах (реорганизованных впоследствии в Петроградскую сельскохозяйственную академию им. И. А. Стебута), совмещая с 1919 г. учебные занятия с работой на Княжедворской сельскохозяйственной опытной станции в должности лаборанта, а на последних курсах — научного сотрудника. Во время учебы на Л. Н. огромное влияние оказал В. Н. Сукачев, идеи которого в области геоботаники и лесоведения стали для нее путеводными на протяжении почти 70-летнего периода творческой деятельности. Л. Н. неоднократно меняла объекты своих исследований (леса, луга, тундры), районы работ и учреждения, но уже с конца 20-х годов постепенно складывается круг ее устойчивых научных интересов. К ним относятся: детальное фитоценологическое изучение лесов и лугов, проблемы поясности растительности, история формирования растительного покрова в голоцене, динамика границ леса и тундры, взаимоотношения древесных пород при естественных и антропогенных сменах растительности, геоботаническое картирование и др.

Первоначально, в период работы на Княжедворской станции, исследования Л. Н. были связаны с Новгородской и б. Вятской областями, Асканией-Нова. В 1925 г. она — наблюдатель Репетекской станции по изучению песков, с 1926 по 1931 гг. — старший научный сотрудник Ильменского государственного

---

[1] См.: Галазий Г. И., Моложников В. Н. Предисловие // Тюлина Л. Н. Растительность южной части Баргузинского хребта. 1981. С. 3—6.

заповедника. В период 1931—1936 гг. работает научным сотрудником Арктического института, участвуя в двух научных экспедициях с зимовками на Анадыре (1931—1932 гг.) и на Таймыре (1934—1935 гг.). В 1936—1937 гг. Л. Н. — участник Камчатской экспедиции СОПС АН СССР, в качестве начальника почвенно-ботанического отряда исследует западное побережье Камчатки от пос. Сопочная до Большерецка.

В 1938—1939 гг. как сотрудник Института географии АН СССР Л. Н. участвует в экспедиции отдела аэрофотосъемки на Урале: изучает поясность растительности при пересечении Уральского хребта. На основе дешифрирования аэрофотоснимков были составлены геоботаническая карта и профиль растительного покрова через Урал-Тау.

В 1939—1944 гг. Л. Н. работала в Баргузинском государственном заповеднике, в 1944—1948 гг. проходила курс докторантуры в Ботаническом институте АН СССР. В 1948—1956 гг. она — старший научный сотрудник Института биологии Якутского филиала АН СССР, в 1956—1983 гг. — Лимнологического института Сибирского отделения АН СССР.

Л. Н. написала 45 научных работ общим объемом более 200 печатных листов, но часть из них не была опубликована. Кроме того, составлено 14 геоботанических карт исследованных ею территорий Прибайкалья в разных масштабах и разработана обобщенная легенда к ним (на основе классификации растительности); выше уже упоминалась геоботаническая карта-профиль через Уральский хребет в районе Белорецка.

В 1941 г. Л. Н. была утверждена в ученом звании старшего научного сотрудника; без защиты диссертаций ей были присуждены ученые степени кандидата биологических наук (1946 г.) и доктора биологических наук (1946 г.) и доктора биологических наук (1966 г.)

За многолетнюю трудовую деятельность Л. Н. награждена двумя орденами «Знак Почета», медалями, нагрудными знаками, почетными грамотами Академии наук СССР и научных обществ. Она избрана почетным членом Всесоюзного ботанического общества.

Оценивая научную значимость трудов Л. Н., необходимо иметь в виду, что для ряда территорий обстоятельные научные материалы по растительности были получены ею впервые, а для части они и сейчас остаются единственными. Разумеется, во всех отечественных и зарубежных капитальных сводках о растительном покрове Сибири, на геоботанических и других картах разного назначения широко используется информация, содержащаяся в публикациях Л. Н. Чем больше будет сказываться влияние хозяйственной деятельности человека на растительный покров Сибири, тем большую ценность должны представлять научные материалы Л. Н. и других исследователей, запечатлевшие девственный этап в развитии природы этого края.

Исследования Л. Н. на Южном Урале касались приуроченности лесов разного состава к определенным горным породам, истории формирования растительности в докультурное время и в голоцене в целом, взаимоотношений леса и степи, растительности и вечной мерзлоты, позиции в растительном покрове лиственницы сибирской. Во время работы в Ильменском заповеднике проведены исследования поясности растительности Южного Урала; описана и сфотографирована верхняя граница леса и горные тундры на самой высокой точке Южного Урала — горе Иремель; в тундре и в Тыгинском болоте обнаружена вечная мерзлота. Л. Н. впервые открыла и описала явление выравнивания (планации) гольцовых вершин под воздействием современного морозного выветривания и почвенно-мерзлотных процессов (раньше это явление объясняли поднятием древних пенепленов). Материалы этих исследований были опубликованы лишь частично (см. список опубликованных работ Л. Н. Тюлиной). В рукописи осталась ее работа «Леса южной части Ильменского государственного заповедника» (1941). Результаты научной деятельности Л. Н. на Южном Урале сохраняют свое пионерное значение и получили дальнейшее обобщение в трудах Б. П. Колесникова и Е. М. Фильрозе.

Значителен вклад Л. Н. в познание северных форпостов лесной растительности на Таймыре и в Анадырском крае. К 30-м годам нынешнего столетия сведения о лесных островах в тундре азиатской части России, о составе группировок древесной растительности в сибирской и дальневосточной лесотундре и полосе северных редколесий приводились в отрывочной форме лишь в отчетах о путешествиях А. Ф. Миддендорфа, А. К. Каяндера, Ф. П. Врангеля, в статьях и очерках Б. Н. Городкова, А. И. Толмачева, Г. Дьячкова и др.

Материалы, полученные Л. Н., прежде всего позволили широко поставить проблему динамики северного предела лесной растительности в Азии. Уточнены география притундровых лесов, их фитоценотическое разнообразие; проанализированы особенности сукцессий древесно-кустарниковой растительности в поймах рек, показана региональная специфика взаимоотношений леса и тундры. В двух крупных работах, напечатанных в «Трудах Арктического института», Л. Н. показала себя наблюдательным и эрудированным геоботаником и ботанико-географом. Анализируя закономерности поведения и состояния островов лиственницы в окружении тундры, Л. Н. выявила целый ряд аргументов экологического и фитоценологического характера, убедительно свидетельствовавших о наступлении леса на тундру.

Исключительное научное значение могли бы иметь повторное для районов исследований обследование состояния лесной растительности на северном пределе ее распространения и оценка современных тенденций во взаимоотношениях леса и тундры на азиатском севере. Отчасти подобная работа уже проделана недавно сотрудниками Ботанического института АН СССР (Ары-Мас, Майнский лесной остров) и С. Г. Шиятовым (гора Иремель) и дала интересные результаты.

От этого периода у Л. Н. осталась неопубликованной рукопись «Оленьи пастбища в бассейне р. Новой Хатангского района» (1936).

В 1936—1937 гг., работая начальником почвенно-ботанического отряда

Камчатской экспедиции СОПС АН СССР, Л. Н. подробно изучила географию и типологическое разнообразие каменноберезовых лесов западного побережья Камчатки, их взаимоотношения с другими группировками растительности. Ею была подготовлена оставшаяся неопубликованной крупная работа «Растительность западного побережья Камчатки» (1940) (с геоботанической картой).[2]

В «якутский» период научные интересы Л. Н. в значительной мере диктовались ее уже сложившимися представлениями о растительном покрове Таймыра, Анадырского края, Камчатки и Прибайкалья. В первую очередь ее интересовали следующие вопросы: изучение лесотипологического разнообразия, приуроченности типов леса к литологии и формам рельефа, составление классификаций для отдельных растительных формаций и геоботаническое районирование территорий, вопросы поясности растительности, взаимоотношения древесных пород. Своими исследованиями Л. Н. довольно подробно охарактеризовала растительность бассейнов рек Алдана, Учура, Маи и ее притока Юдомы, окрестностей оз. Токо, т. е. значительной части юго-восточной Якутии, и в некоторой мере южной Якутии (верховья р. Алдан).

В пределах этого региона ей удалось не только уточнить ряд положений, содержащихся на «Карте лесов СССР» и на «Геоботанической карте СССР», но и проследить пределы проникновения на запад охотских элементов растительности, в первую очередь ели аянской и березы каменной. Ею ярко охарактеризовано своеобразие лесной растительности на выходах карбонатных горных пород, предложена историческая интерпретация этого интересного ботанико-географического феномена (в духе представлений И. М. Крашенинникова о плейстоценовом флористическом комплексе). Геоботаническая информация из работ Л. Н. для юго-востока Якутской АССР остается основополагающей до настоящего времени.

По числу публикаций и их общему объему абсолютно преобладают у Л. Н. работы, связанные с Прибайкальем. Северное побережье Байкала, Баргузинский и Байкальский хребты в геоботаническом отношении были изучены Л. Н. настолько детально, что для долин большинства рек ей удалось составить геоботанические карты, выявить границы и дать развернутую характеристику вертикальных поясов растительности.[3] В результате многолетних исследований, непрерывного накопления фактических материалов и их разностороннего анализа Л. Н. дано подробное описание лугов, кустарниковых зарослей, лиственничных, сосновых и темнохвойных лесов, изучено взаимоотношение разных древесных пород, формирование и динамические тенденции многих группировок растительности на фоне палеогеографии территории байкальской впадины. В этих (как и в уральских) исследованиях Л. Н. проявила себя не только как талантливый фитоценолог и ботанико-географ, но и как незаурядный географ-геоморфолог.

Особенно глубоко изучена Л. Н. структура высотной поясности растительности Прибайкалья. Полученные материалы в сравнении с ее собственными и литературными данными для соседних горных стран позволили ей убедительно и детально обосновать выделение особого типа поясности растительности — «влажного прибайкальского», который по целому ряду признаков отличается от алтайского варианта «влажного урало-тянь-шаньского типа поясности», установленного ранее К. В. Станюковичем.

Исследования растительного покрова Прибайкалья, осуществленные Л. Н., также далеко выходят за узкорегиональные рамки. Как правило, анализ оригинальных материалов осуществляется Л. Н. на фоне сравнений их с данными по другим районам Сибири и Дальнего Востока, благодаря чему достигается «стереоскопичность» в подаче материалов, а выявленные закономерности включаются в широкий ботанико-географический контекст. Многие вопросы, выдвинутые Л. Н. на основе региональных данных, получили затем подтверждение на более широком географическом материале (например, взаимоотношения лиственницы сибирской и даурской в полосе контакта их ареалов более детально изучены позднее Н. В. Дылисом, Л. И. Милютиным, М. В. Круклис; позиции березы каменной в лесах Сибири, изученные М. В. Шембергом и др.).

---

[2] Рукопись хранится, видимо, в Архиве АН СССР (в фондах Камчатской экспедиции СОПС АН СССР). Единственный авторский экземпляр первой части рукописи («Леса западного побережья Камчатки») Л. Н. переслала в Красноярск с целью помещения ее в фонды Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР.

[3] Схема маршрутов Л. Н. в Прибайкалье и сеть территорий, на которые ею были составлены геоботанические карты, приводятся в вводной статье к монографии Л. Н. Тюлиной «Растительность южной части Баргузинского хребта» (1981).

Л. Н. продолжает обработку и публикацию собранных в Прибайкалье материалов. Так, в плане Сибирского отделения издательства «Наука» на 1989 г. — книга Л. Н. Тюлиной «Очерки растительности Северного Прибайкалья» объемом около 10 авторских листов.

Л. Н. внесла выдающийся вклад в изучение растительного покрова Сибири. Масштабность и обстоятельность выполненных ею исследований, географическая привязка конкретных пробных площадей и геоботанических описаний, полнота списков растений и достаточно подробная таксационная характеристика древостоев обусловливают высокую и непреходящую значимость научных работ Л. Н. Тюлиной. В еще большей мере это касается многих научных фактов и положений, выявленных или обоснованных Л. Н. в области лесной геоботаники, луговедения, а также ботанической географии Северной Азии. Научное наследие Л. Н. будет служить, как нам представляется, многим поколениям геоботаников и природопользователей.

Свой юбилей Людмила Николаевна встретила полная творческих планов, забот о публикации новых рукописей. В ее голосе — бодрость и неизменная доброжелательность. Ее ленинградская квартира в день юбилея была заставлена цветами, на письменном столе — телеграммы от многочисленных друзей: ленинградцев, москвичей, сибиряков.

Пожелаем же Людмиле Николаевне здоровья и еще раз здоровья, бодрости и сил для осуществления творческих замыслов.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Л. Н. ТЮЛИНОЙ [4]

1922. К генезису и эволюции аллювиальных растительных ассоциаций // Тр. Княжедвор. обл. с.-х. оп. ст. Пг. Т. 1. С. 131—153.

К фитосоциологии елового леса // Журн. Рус. ботан. о-ва. Т. 7. С. 161—171.

1928. Из высокогорной области Южного Урала (Иремель) // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М.: Новая деревня. С. 345—359.

К эволюции растительного покрова восточных предгорий Южного Урала // Дневник Всесоюз. ботан. съезда. С. 263—264.

1929. К эволюции растительного покрова предгорий Южного Урала. Изд-во Златоуст. о-ва краеведов и Ильмен. гос. заповед. Вып. 1. Златоуст. 21 с.

1930. Материалы по изучению перелогов государственного заповедника «Чапли» (Аскания-Нова) // Віст. Державн. степового заповед. «Чапли» (Аскания-Нова). Т. 7. 89—137.

1931. Материалы по высокогорной растительности Южного Урала // Изв. Гос. геогр. о-ва. Т. 63, вып. 5—6. С. 453—499.

О явлениях, связанных с почвенной мерзлотой и морозным выветриванием на горе Иремель (Южный Урал) // Там же. Т. 63, вып. 2—3. С. 124—144.

1936. К истории четвертичной и послечетвертичной флоры района р. Майн, притока Анадыря // Тр. Аркт. ин-та. Т. 40. С. 259—280. (Совместно с М. И. Нейштадтом).

О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношении с тундрой // Там же. Т. 40. С. 7—212.

1937. Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела // Там же. Т. 63, С. 83—180.

1947. О верхней границе древесной растительности Юго-Восточного Алтая // Реф. н.-и. работ за 1945 г. Отд-ние биол. наук. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 27—28.

О лиственничниках Юго-Восточного Алтая // Там же. С. 28.

---

[4] Составил А. И. Уткин.

О лиственничниках северо-восточного побережья Байкала // Там же. С. 26—27.

1948. Материалы по высокогорной растительности Баргузинского хребта // Землеведение. Нов. сер. М.: МОИП. Т. 2 (42). С. 325—347.

О следах оледенения на северо-восточном побережье Байкала // Проблемы физ. географии. М.: Изд-во АН СССР. Вып. 13. С. 77—90.

1949. К систематике, экологии и ценологии некоторых видов *Artemisia* флоры Алтая // Бот. журн. Т. 34, № 4. С. 341—351. (Совместно с И. М. Крашенинниковым).

Очерк растительности Баргузинского заповедника // Науч.-метод. зап. Гл. упр. по заповедникам. Вып. 12. С. 301—329.

1950. Из истории растительного покрова северо-восточного побережья Байкала // Проблемы физ. географии. Вып. 15. С. 105—132.

1954. Лиственничные леса северо-восточного побережья Байкала и западного склона Баргузинского хребта // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. III. Геоботаника. Вып. 9. С. 150—209.

1956. На озере Токо и северном склоне Станового хребта. (Краткий геоботанический очерк) // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. Сб. работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 558—571.

1957. Очерк лесной растительности верхнего течения р. Алдана // Тр. Ин-та биологии ЯФ АН СССР. Т. 3. С. 83—138.

1959. Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юдомы и низовьев р. Маи. М.: Изд-во АН СССР. 223 с.

1962. К вопросу о зональности и поясности сибирских светлохвойных лесов, развитых на карбонатных почвах // Сибирский географический сборник. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР. С. 211—220.

Лесная растительность средней и нижней части бассейна Учура. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 150 с.

Материалы по ископаемой флоре Мамонтовой горы на Алдане // Проблемы ботаники. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, С. 45—54. (Совместно с П. И. Дорофеевым).

1967. О типах поясности растительности на западном и восточном побережьях Северного Байкала // Геоботанические исследования на Байкале. М.: Изд-во АН СССР. С. 5—43.

Растительность. (Карта). М 1 : 3 500 000 // Атлас Забайкалья. М.; Иркутск: ГУГК. С. 58—59. (Совместно с А. В. Геращенко, В. М. Кротовой, Л. И. Малышевым, Г. А. Пешковой, М. А. Рещиковым).

Растительность склонов котловины. (Карта). М 1 : 2 000 000 // Атлас Забайкалья. М.; Иркутск: ГУГК. С. 89. (Совместно с В. М. Кротовой, Л. И. Малышевым).

1969. Растительность склонов котловины. (Карта). М 1 : 2 000 000 // Атлас Байкала. М., Иркутск: ГУГК. С. 9. (Совместно с В. М. Кротовой, Л. И. Малышевым).

1974. Поясное распределение растительности на Байкальском хребте в районе Южного Кедрового и истоков р. Тонгоды // Природа Байкала. М.: Изд-во АН СССР. С. 69—96.

1975. Особенности поясного распределения растительности на Байкальском хребте // Динамика Байкальской впадины. Новосибирск: Наука. С. 168—180.

1976. Влажный прибайкальский тип поясности растительности // Новосибирск: Наука. 319 с.

Особенности поясного распределения растительности // Природные условия северо-восточного Прибайкалья. Новосибирск: Наука, С. 30—43.

1978. К вопросу о происхождения флоры Ушканьих островов (оз. Байкал) // Бот. журн. Т. 63, № 10. С. 1456—1460.

1981. Растительность южной части Баргузинского хребта // Новосибирск: Наука. 86 с.

СПИСОК РУКОПИСЕЙ И ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ КАРТ Л. Н. ТЮЛИНОЙ[5]

1922. Растительность и эволюция лугов на островах нижнего течения р. Шелони. 10 авт. л. Фонды Ленингр. с.-х. ин-та.

1936. Оленьи пастбища в бассейне р. Новой Хатангского района. 3 авт. л. Фонды Ин-та сельского хозяйства Крайнего Севера (бывш. Ин-т полярного земледелия).

1939. Изучение поясности растительности на основе дешифрирования аэрофотоснимков при пересечении Уральского хребта в районе Белорецка. (Отчет с геоботанической картой и профилем). Фонды Ин-та географии АН СССР.

1940. Растительность западного побережья Камчатки (с геоботанической картой вдоль маршрута). 12 авт. л. Фонды Камчатской экспедиции СОПС АН СССР.

1941. Леса южной части Ильменского государственного заповедника. 356 с. Фонды Ильменского гос. заповедника.

1946. Список растений Баргузинского гос. заповедника (включает 652 вида). Фонды Лимнологического ин-та СО АН СССР.

1952. Материалы по изучению лесных гарей в долине р. Мрай (бассейн Олекмы). 5 авт. л. Фонды Ин-та биологии Якут. фил. СО АН СССР.

---

[5] Составлен по материалам личного архива Л. Н. Тюлиной.

1986. К вопросу о причинах вымирания зверей Мамонтовой фауны. 6 с. Фонды Байкальского эколог. музея Вост.-Сиб. фил. СО АН СССР.

Об особенностях верхней границы леса на карбонатных породах (Байкальский хребет). 34 с. В печати. (Л. Н. Тюлина. Очерки растительности Северного Прибайкалья. Новосибирск: Наука. План выпуска 1989 г.).

Особенности пойменно-надпойменных сукцессий на карбонатном аллювии. 44 с. В печати. (Там же).

1987. Материалы по высокогорной растительности северной части Баргузинского хребта. 117 с. В печати. (Там же).

ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ КАРТЫ

1. По профилю через Уральский хребет в районе Белорецка (масштаб аэрофотоснимков). Фонды Ин-та географии АН СССР.

2. Западного побережья Камчатки (по маршруту почвенно-ботанического отряда). Фонды Камчатской экспедиции СОПС АН СССР.

3. Баргузинского гос. заповедника. М 1 : 100 000. Фонды Баргузинского гос. заповедника.

4—16. Геоботанические карты отдельных речных долин бассейна оз. Байкал в районе Баргузинского хребта, составленные в основном в 60-е—70-е годы:

4. Долина р. Томпуда. 5. Долина р. Кабанья с притоком Аулан. 6. Долина р. Шигнанда с притоком Далмадяк. 7. Долина р. Ширильды. 8. Долина р. Большая. 9. Долина р. Давшинка. 10. Долина р. Бирикан Северный. 11. Долина р. Таркулик. 12. Междуречье рек Таркулик—Сосновка—Одорченква. 13. Долина р. Сосновки. 14. Долина р. Шумилихи. 15. Долина р. Скалистый Ключ. 16. Долина р. Большой Чивыркуй. 17. Падь Южная Кедровая (на Байкальском хребте).

Карты 14, 15, 17 опубликованы в соответствующих работах Л. Н. Тюлиной.

А. И. Уткин, Б. А. Юрцев.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 VII 1988.

ИНФОРМАЦИЯ

IV Международная конференция по аэробиологии

27—31 августа 1990 г., Стокгольм, Швеция

Следующую международную конференцию Ассоциации аэробиологов планируется провести с 27 по 31 августа 1990 г. в Стокгольме, Швеция. Заседания начнутся утром 28 августа и окончатся в пятницу после полудня 31 августа 1990 г. В период работы конференции кроме тематических экскурсий планируются различные непродолжительные экскурсии. Для делегатов и сопровождающих их лиц будут организованы торжественный ужин и другие культурные программы.

Научная программа / заседания

1. Свидетельства загрязнения воздуха по данным аэробиологии.
2. Аэроаллергены.
3. Метеорологические аспекты аэробиологии.
4. Экологические аспекты аэробиологии — прошлое и современность.
5. Био-аэрозоли внутри помещений.
6. Методология, моделирование и анализ.
7. Микробиология и палинология.
8. Фитопаталогия.
9. Доклады комитетов и рабочих групп (пленарное заседание).
10. Минисимпозиум по особым программам.

Официальным языком конференции будет английский язык.

Предлагаются две формы участия в работе конференции: устный и стендовый доклады. О сроке представления тезисов докладов будет сообщено во втором циркуляре.

Будут публиковаться программа, том тезисов докладов и различные буклеты.

Президент: Doctor Siwert Nilsson.

Научный секретариат: Tich. Lic. Eva Henningson; Dr. Gunnar Bylin.

Комитет конкретных программ: Dr. Mervi Hjelmroos.

За всеми справками и с предложениями необходимо обращаться:

Administrative secretary
4 th International Aerobiological Conference
Konferensservice AB
Box 4037
S — 171 04 Solna, Sweden

Telex: 12754 SIN TAB.
Telefax: 46-8-730 15 67.

В. В. Украинцева,
председатель Палинологической
секции ВБО.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 V 1989.

CONTENTS

Page

Zlobin Yu. A. Theory and practice of the vitality pattern estimation in plant coenopopulations . . . 769

Ukraintseva V. V., Arslanov H. A., Belorusova J. M., Ustinov V. N. The first data on the Early Holocene flora and vegetation of the Big Lyakhovsky Island (the Novosibirsk Archipelago) . . . 782

Golubkova N. S., Byazrov L. G. Life forms of lichens and lichenosynusia . . . 794

Potyomkin A. D. Liverworts of the Yamal arctic tundras . . . 806

COMMUNICATIONS . . . 816

Sidorsky A. G., Koposov A. G., Terzyan A. S., Shemanayev V. A. Patterns of sex differentiation in *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) in various regions of its area along the Volga River . . . 816

Lipayeva L. I. On the anatomy of petals in angiosperms . . . 826

Pogosian A. I. Cytotaxonomic study of *Allium callidictyon* (*Alliaceae*) . . . 830

Nersesyan A. A., Nazarova E. A. Karyosystematic study of *Gundelia tournefortii* (*Asteraceae*) . . . 837

Lobsanidze V. E. The influence of ecological conditions on the duration of cambial activity and wood formation in *Hippophaë rhamnoides* (*Elaeagnaceae*) . . . 840

Naujalis J. J. Factors of fern gametophyte initiation in nature . . . 844

Lupikina E. G. Species composition of diatoms in sediments of the Goryachy Lake (the Kunashir Island) . . . 852

Sheremetiev S. N., Jargalsaihan L. Water relations and above ground phytomass of *Stipa krylovii* (*Poaceae*) in the eastern part of the Mongolian People's Republic . . . 856

Saburov D. N. Ecologo-coenotical groups of the plant species in the primary forests of the Central-Forest Reservation . . . 866

Dokuczaeyeva V. B., Romanovsky S. S., Berkutenko A. N. On the flora and vegetation of the «Magadansky» Reservation (the Magadan Region, the Chelomdzha river basin) 877

Abrazhko M. A. On spruce underbrush growth features in subclimax communities . . . 885

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA . . . 891

Makarova I. V., Genkal S. I. On the systematic status of *Stephanodiscus lucens* (*Bacillariophyta*) . . . 891

Gussejnov Sh. A. The new *Rosa* (*Rosaceae*) species from Daghestan . . . 892

Bondareva N. A. New subspecies of *Caragana pygmaea* (*Fabaceae*) from Siberia . . . 899

Pavlova N. S. The new species of the *Fabaceae* family from the Soviet Far East . . . 901

FLORISTIC FINDINGS . . . 911

Sokolova I. V. The new for the flora of the USSR species of the genus *Cerastium* (*Caryophyllaceae*) from the Caucasus . . . 911

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES . . . 913

Utkin A. I., Yurtsev B. A. The oldest geobotanist of the USSR . . . 913

1 р. 90 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений . . . 769
Украинцева В. В., Арсланов Х. А., Белорусова Ж. М., Устинов В. Н. Первые данные о раннеголоценовой флоре и растительности острова Большой Ляховский (Новосибирский архипелаг) . . . 782
Голубкова Н. С., Бязров Л. Г. Жизненные формы лишайников и лихеносинузии . . . 794
Потёмкин А. Д. Печеночные мхи арктических тундр Ямала . . . 806

СООБЩЕНИЯ . . . 816

Сидорский А. Г., Копосов А. Г., Терзян А. С., Шеманаев В. А. Особенности половой дифференциации *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в различных регионах ареала Волжской популяции . . . 816
Липаева Л. И. К анатомии лепестков покрытосеменных растений . . . 826
Погосян А. И. Цитотаксономическое изучение *Allium callidictyon* (*Alliaceae*) . . . 830
Нерсесян А. А., Назарова Э. А. Кариосистематическое изучение *Gundelia tournefortii* (*Asteraceae*) . . . 837
Лобжанидзе В. Э. Влияние экологических условий на продолжительность деятельности камбия и формирование древесины *Hippophaë rhamnoides* (*Elaeagnaceae*) . . . 840
Науялис И. И. Факторы возникновения гаметофитов папоротников в природе . . . 844
Лупикина Е. Г. Видовой состав диатомовых водорослей донных отложений озера Горячего (остров Кунашир) . . . 852
Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л. Водный режим и надземная фитомасса *Stipa krylovii* (*Poaceae*) в восточной части МНР . . . 856
Сабуров Д. Н. Эколого-ценотические группы видов растений коренных лесов Центрально-Лесного заповедника . . . 866
Докучаева В. Б., Романовский С. С., Беркутенко А. Н. К флоре и растительности заповедника «Магаданский» (Магаданская область, бассейн реки Челомджа) . . . 877
Абражко М. А. К характеристике роста подроста ели в субклимаксовых сообществах . . . 885

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 891

Макарова И. В., Генкал С. И. О систематическом положении *Stephanodiscus lucens* (*Bacillariophyta*) . . . 891
Гусейнов Ш. А. Новые шиповники (*Rosa*, *Rosaceae*) Дагестана . . . 892
Бондарева Н. А. Новый подвид *Caragana pygmaea* (*Fabaceae*) из Сибири . . . 899
Павлова Н. С. Новые виды семейства *Fabaceae* с советского Дальнего Востока . . . 901

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 911

Соколова И. В. Новые для флоры СССР виды рода *Cerastium* (*Caryophyllaceae*) с Кавказа . . . 911

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ . . . 913

Уткин А. И., Юрцев Б. А. Старейший геоботаник Советского Союза . . . 913

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал, 1989. Т. 74. № 6. 769—920.